

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Kateřina Bundová

Hyaloscyphaceae – současný pohled na fylogenezi a diverzitu

Hyaloscyphaceae – current view on phylogeny and diversity

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Ondřej Koukol, Ph.D.

Praha, 2014

Poděkování:

Můj velký dík patří Mgr. Ondřeji Koukolovi, Ph.D. za odbornou pomoc při strukturování mé bakalářské práce, za podnětné připomínky při jejím vytváření a za čas, který strávil čtením a kontrolováním mé práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně za použití uvedené literatury a že veškerá citovaná literatura je v práci uvedena. Tato práce ani žádná její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 5. 2014

Podpis:

Abstrakt

Čeď Hyaloscyphaceae (Helotiales) zahrnuje mikroskopické druhy hub, které jsou charakterizovány sesilními apothecii s excipulárními chlupy; tyto chlupy jsou velmi dobrým taxonomickým znakem. Naprostá většina druhů této čeledi jsou saprotrfí organismy vyrůstající na mrtvém bylinném nebo dřevěném substrátu v opadu, nejběžněji vyrůstají na opadaných jehlicích, šiškách a větévkách jehličnatých dřevin. Rozšíření čeledi je kosmopolitní s těžištěm výskytu v temperátních a boreálních lesích, nicméně se vyskytují i v lesích tropických a subtropických pásem. Čeď Hyaloscyphaceae je pravděpodobně polyfyletickým konglomerátem, který zahrnuje několik vývojových větví, proto je potřeba tuto skupinu blíže prostudovat.

Cílem této bakalářské práce je utřídit a porovnat názory na fylogenezi čeledi Hyaloscyphaceae od počátečních morfologických studií až po současné studie založené na molekulárních datech a na základě těchto informací vytvořit přehled rodů hub řazených v současné době do Hyaloscyphaceae. A v neposlední řadě je mým cílem popsat ekologickou a druhovou diverzitu čeledi.

Klíčová slova: Hyaloscyphaceae, fylogeneze, morfologie, chlupy, diverzita, molekulární data

Abstract

The family Hyaloscyphaceae (Helotiales) includes microscopic species of fungi characterized by sessile apothecium with excipular hairs; these hairs are very important in taxonomy of the group. Most species of the family are saprobes and these saprobic species grow on herbaceous or woody litter, most often they grow on fallen needles, cones and stems of coniferous wood. Distribution of the family is cosmopolitan and has center of occurrence in temperate and boreal forests, however members of the family also occur in tropic and subtropic forests. This family is probably a polyphyletic group of several lineages and needs to be analyzed further.

The aim of this bachelor's thesis is to organize and compare the views on phylogeny of Hyaloscyphaceae, from the first morphological studies until the current molecular studies, and then to summarize all the genera of fungi which belong to this family. And to describe ecological and species diversity.

Key words: Hyaloscyphaceae, phylogeny, morphology, hairs, diversity, molecular data

Obsah

1	Úvod.....	6
2	Historie čeledi Hyaloscyphaceae.....	6
2.1	Založení čeledi	6
2.2	Další vývoj a postupné poznání fylogeneze čeledi	7
2.3	Současné pojetí fylogeneze čeledi.....	8
3	Charakteristika čeledi Hyaloscyphaceae sensu lato	8
3.1	Vymezení skupiny	8
3.2	Životní strategie a substrát	9
4	Morfologie a anatomie	9
4.1	Apothecium	9
4.1.1	Velikost, barva a povrch	9
4.1.2	Morfologický tvar	10
4.1.3	Anatomická stavba.....	11
4.2	Excipulum	12
4.3	Chlupy	14
4.3.1	Obecná charakteristika.....	14
4.3.2	Vyrůstání z excipula a septace	14
4.3.3	Funkce a význam	15
4.3.4	Morfologická stavba	15
4.3.5	Anatomická stavba.....	18
4.4	Vřečka	18
4.5	Askospory.....	21
4.6	Parafýzy.....	21
4.7	Znázornění taxonomicky významných znaků čeledi	21
5	Anamorfní propojení s teleomorfami.....	23
6	Ekologie čeledi Hyaloscyphaceae.....	23
7	Přehled rodů hub řazených do čeledi Hyaloscyphaceae	24
8	Závěr	29
9	Přehled použité literatury	29

1 Úvod

Čeď Hyaloscyphaceae je velmi zajímavou skupinou apotheciálních hub, které se už v minulosti pro přítomnost excipulárních chlupů po okrajích apothecií věnovalo více mykologů. Především pro území střední Evropy je tato čeď zřejmě velmi atraktivní a jen na území bývalého Československa a následně České republiky se na tuto čeď zaměřilo hned několik velikánů v oboru české mykologie. Celé skupině apotheciálních zástupců oddělení Ascomycota se věnoval mimo jiné Josef Velenovský, čeď Hyaloscyphaceae se tedy také ve svých studiích zabýval, a dokonce popsal 5 nových rodů, které do čeledi zařadil: *Antinoa*, *Chrysothallus*, *Didonia*, *Olla* (Velenovský 1934) a *Betulina* (Velenovský 1947). Dalším významným mykologem, který se věnoval čeledi Hyaloscyphaceae na území Československa i České republiky je Mirko Svrček, ten přispěl čeledi Hyaloscyphaceae 8 novými rody: *Hamatocanthoscypha* (Svrček 1977a), *Ciliolarina*, *Dematioscypha*, *Psilocistella* (Svrček 1977c), *Calypsellopsis* (Svrček 1986b), *Amicodisca* (Svrček 1987c), *Fuscoscypha* (Svrček 1987e), *Pubigera* (Svrček et al. 1995). A také vytvořil přehledný klíč 50 evropských rodů čeledi Hyaloscyphaceae, který zpracoval na základě materiálů z území Československa: (Svrček 1987b).

Již historicky se čeď Hyaloscyphaceae studuje především na území střední Evropy, Velké Británie, Kanady, Spojených států amerických a Japonska. Mým cílem je prostudovat komplexní studie ze všech těchto center, kde se čeď studuje a následně tyto znalosti porovnat. Utřídit názory na fylogenezi čeledi a zachytit její postupný vývoj. Dalším mým cílem je popsat současné pojetí fylogeneze čeledi a vytvořit přehledovou tabulku rodů hub patřících momentálně do čeledi Hyaloscyphaceae, která bude obsahovat i diagnostické znaky jednotlivých rodů. V neposlední řadě je cílem této bakalářské práce popsat ekologickou a druhovou diverzitu čeledi Hyaloscyphaceae.

2 Historie čeledi Hyaloscyphaceae

2.1 Založení čeledi

Čeď Hyaloscyphaceae založil Nannfeldt (1932) na základě morfologických znaků. Zařadil do ní rody z řádu Helotiales, které byly předtím označovány jako „hairy Helotiaceae“; sjednotil tedy zástupce s drobnými světlými sesilními apothecií, kterým po okrajích vyrůstají excipulární chlupy. Vyčlenil samostatnou čeď pro do té doby známé rody, které se jako saprotrofové vyskytovali v opadu lesů na rostlinném, ať už bylinném nebo dřevěném, substrátu a byly zajímavé svými chlupy po okrajích apothecia, kterým Nannfeldt ale ani další mykologové v té době nedokázali přiřadit žádnou funkci. Nannfeldt do čeledi zařadil 13 rodů (z nichž většina do čeledi stále patří), které byly

odděleny na základě rozdílné morfologie chlupů.

Čeď rozdělil do tří tribů: Arachnopezizeae, Hyaloscyphaceae a Lachneae. Do tribu Lachneae spadali druhy s relativně velkými apothecii, které měli dlouhé, rovné, multiseptické a bradavičnaté chlupy a navíc kopinaté parafýzy. Naopak do tribů Arachnopezizeae a Hyaloscyphaceae patřily druhy s chlupy tvarově velmi diverzifikovanými a nedaly se tedy definovat na základě společné morfologie chlupů. Tribus Arachnopezizeae byl vymezen druhy, kterým apothecia vyrůstají na subikulu. A tribus Hyaloscyphaceae obsahoval druhy s drobnými apothecii a charakteristickými parafýzami: hyalinní, hladké a válcovité (Nannfeldt 1932).

2.2 Další vývoj a postupné poznání fylogeneze čeďi

Klasifikace uvnitř čeďi Hyaloscyphaceae následně prošla mnoha revizemi a přibýlo do ní spoustu dalších rodů. Dennis (1949) důkladně prozkoumal hlavně britské druhy řazené do čeďi Hyaloscyphaceae a především do čeďi přeřadil několik dalších rodů a také do čeďi přidal několik nově objevených rodů, přičemž zachoval rozdělení uvnitř čeďi, které nastolil Nannfeldt (1932).

Korf (1951) se ve své studii zabývá především tribem Arachnopezizeae z čeďi Hyaloscyphaceae, v této práci utřídil všechny rody spadající v té době do tribu a definoval diagnostické znaky druhů, které se týkají především rozdílností v subikulu.

Kimbrough (1970) ve své studii důkladně prozkoumal všech 8 čeďí řádu Helotiales, tedy včetně čeďi Hyaloscyphaceae, a všechny získané informace utřídil do přehledných tabulek, nicméně tato práce nepřinesla žádné nové poznatky, byla pouze shrnující studií stávajících informací.

Oproti tomu Korf (1978) koncept uvnitř čeďi Hyaloscyphaceae trochu pozměnil: triby Arachnopezizeae, Hyaloscyphaceae i Lachneae povýšil na podčeďi Arachnopezizoideae, Hyaloscyphoideae a Lachnoideae. Podčeďi Hyaloscyphoideae a Lachnoideae považoval za polyfyletické, ale podčeď Arachnopezizoideae za monofyletickou a věnoval jí podstatnou část své práce: vytvořil její monografii a rozdělil ji na dva triby Arachnopezizeae a Polydesmieae. Tuto práci o téměř 20 let později ověřili Cantrell et Hanlin (1997) a na základě sekvencí dvou vnitřních ITS úseků, 5.8S ribozomální DNA a 31 morfologických charakteristik potvrdili, že rozdělení čeďi do 3 podčeďí odpovídá výsledkům studie Korf (1978).

Během 90. let 20. století se začalo více rozebírat, zda je čeď Hyaloscyphaceae monofyletická. Někteří autoři o této skutečnosti pochybovali. Usuzovali, že morfologická heterogenita chlupů (především v podčeďi Hyaloscyphoideae) naznačuje, že je čeď polyfyletická a že některé rody čeďi jsou více příbuzné taxonům z jiných čeďí řádu Helotiales (Raitviir et Spooner 1994, Sutton et Hennebert 1994). A proto následovalo několik fylogenetických studií

založených na molekulárních datech, aby odhalily souvislosti v čeledi Hyaloscyphaceae.

Studie Cantrell et Hanlin (1997) naznačovala, že je čeleď Hyaloscyphaceae monofyletická, nicméně výsledky této práce nebyly jednoznačně průkazné, protože v práci nebylo použito dostatečné množství vzorků, na což nakonec poukazují jak samotní autoři, tak i Hosoya et al. (2010).

2.3 Současné pojetí fylogeneze čeledi

V novém tisíciletí proběhly v čeledi Hyaloscyphaceae výraznější změny. Na základě morfologické studie, ve které Leenurm et al. (2000) ukázali, že se podčeleď Lachnoideae velmi liší v ultrastruktuře chlupů oproti druhým dvěma podčeledím, a na základě molekulárně fylogenetických studií, ve kterých jak Hosoya (1998) tak i Abeln et al. (2000) jednoznačně oddělili podčeleď Lachnoideae od ostatních dvou podčeledí, se Raitviir (2004) rozhodl povýšit podčeleď Lachnoideae na samostatnou čeleď Lachnaceae, stojící jako sesterskou k Hyaloscyphaceae v řádu Helotiales.

Povýšení podčeledi Lachnoideae na čeleď Lachnaceae podpořila i fylogenetická studie, v níž Hosoya et al. (2010) mimo jiné potvrdili, že je čeleď Lachnaceae monofyletická a oprávněně stojí mimo čeleď Hyaloscyphaceae jako sesterská skupina.

Recentní rozsáhlá studie čeledi Hyaloscyphaceae byla založena na molekulárních datech společně s morfologickými znaky chlupů. Han et al. (2013) v ní odhalili, že morfologie chlupů jednotlivých rodů velmi dobře a přesně odráží výsledky molekulárních analýz. Zároveň potvrdili, že podčeleď Arachnopezizoideae je monofyletická a rozdělení uvnitř podčeledi, které učinil Korf (1978) (viz kapitola 2.2), odpovídá i jejich výsledkům. Podčeleď Hyaloscyphoideae se podle Han et al. (2013) ukázala jako polyfyletická skupina a oddělila se do 8 sesterských linií k podčeledi Arachnopezizoideae, nicméně rod *Hyaloscypha* vyšel průkazně monofyletický. Zároveň je velmi zajímavý další závěr jejich práce, kde upozornili, že do čeledi Hyaloscyphaceae sensu stricto spadá pouze monofyletický rod *Hyaloscypha*. Z toho důvodu se budu nadále v práci věnovat čeledi Hyaloscyphaceae sensu lato, do níž spadají morfologicky blízké rody, které byly již tradičně řazeny do společné skupiny, přestože je polyfyletická. Poslední oblastí zájmu studie Han et al. (2013) byla čeleď Lachnaceae: práce potvrdila, že se jedná o samostatnou čeleď sesterskou k podčeledím Arachnopezizoideae a Hyaloscyphoideae a také z ní vyplývá, že čeleď Lachnaceae je monofyletická.

3 Charakteristika čeledi Hyaloscyphaceae sensu lato

3.1 Vymezení skupiny

Čeleď Hyaloscyphaceae je největší čeledí řádu Helotiales s jejími nejmenšími zástupci, řadí se do ní momentálně okolo 70 rodů hub s přibližně 800 druhy (Kirk et al. 2008). Je tedy

pochopitelné, že takto obsáhlá skupina se těžko vymezuje, přesto se velká část rodů vyznačuje podobnými morfologickými i ekologickými prvky a jsou tedy, jak už bylo zmíněno, historicky řazeny do jedné skupiny. Nezanedbatelnou část čeledi (13 rodů) řadí už Nannfeldt (1932) do čeledi Hyaloscyphaceae při jejím zakládání a vymezení.

3.2 Životní strategie a substrát

Zástupci této čeledi jsou kosmopolitně rozšířeni, hojný výskyt zástupců čeledi vykazují především lesy mírného pásma a tajgy, tropické a subtropické lesy. V našich zeměpisných šířkách fruktifikují v průběhu celého roku, jak dokazují nálezy jejich plodnic ve všech ročních obdobích (Velenovský 1934).

Naprostá většina druhů této čeledi zaujala saprobní životní strategii, proto jsou nejčastěji nalézány na mrtvém rostlinném materiálu. Především v opadu lesů na dřevnatém jehličnatém substrátu, jakým jsou opadané šišky, jehlice nebo kůra a větve stromů (Arendholz et Raitviir 1988). Dalším běžným substrátem je odumřelý materiál listnatých stromů: opadané listy, větévky nebo plody (bukvice, žaludy, lískové ořechy, kaštiny a další) nebo mrtvé bylinné stonky, listy i květy (Raitviir 1970). V této čeledi se ale objevuje několik výjimek, kterou tvoří několik parazitických druhů a několik endofytických druhů (blíže v kapitole 5).

4 Morfologie a anatomie

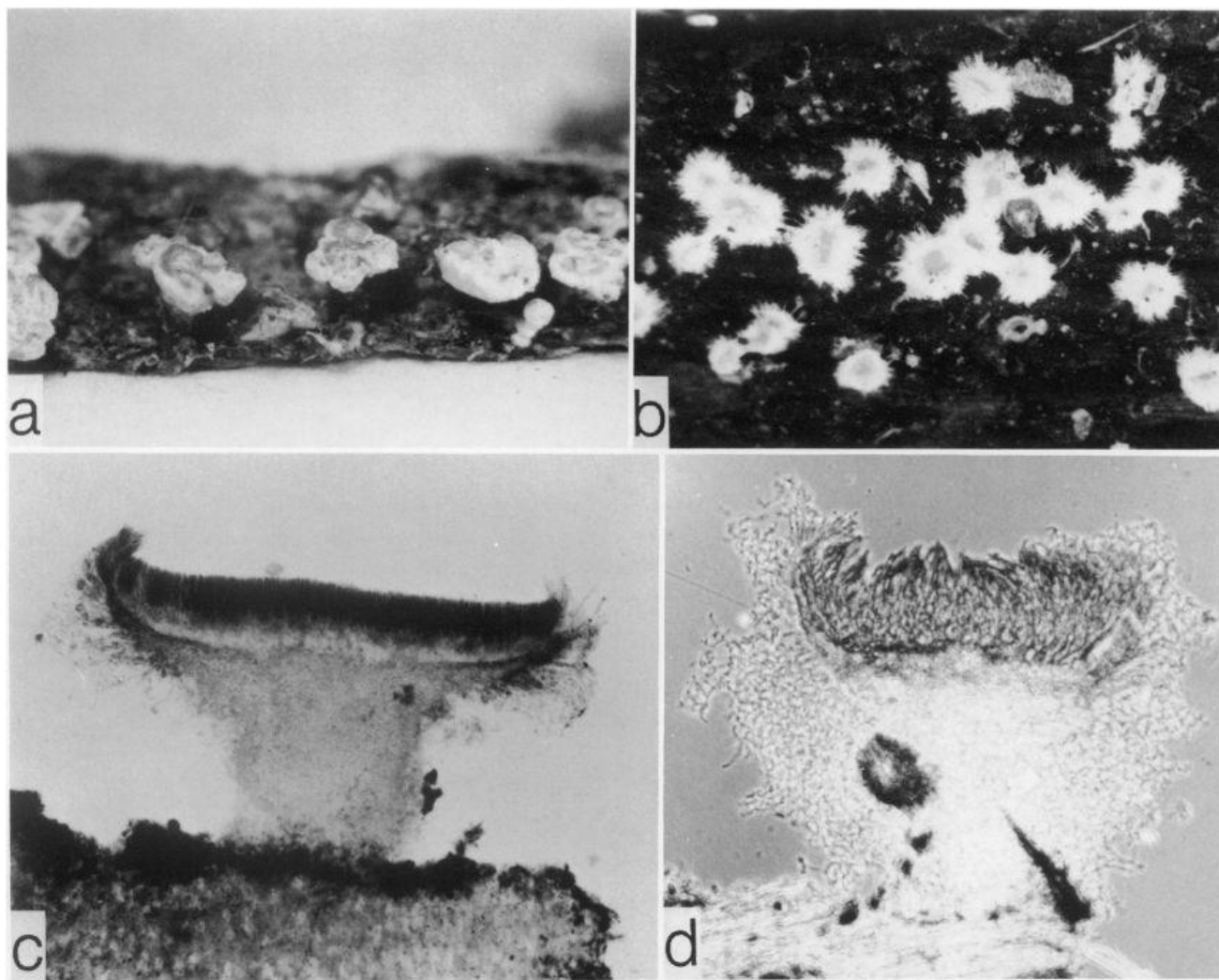
4.1 Apothecium

4.1.1 Velikost, barva a povrch

Zástupci čeledi Hyaloscyphaceae se vyznačují drobnými více či méně sesilnými apothecií s excipulárními chlupy. Přestože tato čeleď zahrnuje nejmenší známé zástupce mezi apotheciálními skupinami oddělení Ascomycota, jsou zároveň jednou z nejlépe odlišitelných čeledí. Apothecia většiny druhů z čeledi Hyaloscyphaceae jsou jasně zbarvená (Breitenbach et Kränzlin 1984); většinou jsou výrazně bílá či narůžovělá, případně světle hnědá, žlutá nebo oranžová, ale na mrtvém listu či dřevě, čili tmavém substrátu, vždy zřetelně viditelná a dobře rozlišitelná, přestože velikost apothecií se pohybuje řádově v mikrometrech maximálně milimetrech (Cantrell et Hanlin 1997). Největším zástupcem čeledi je *Lachnellula agassizii*, jejíž apothecia mohou dorůstat průměru až 7 mm (Barron 1999).

Typickým znakem apothecií čeledi Hyaloscyphaceae jsou excipulární chlupy vyrůstající po okrajích apothecia (Obr. 1). Tvar, velikost i povrch chlupů jsou v této čeledi velmi diverzifikované (Hosoya et Otani 1997b) a na základě jejich morfologie se jednotlivé rody a druhy dají velmi dobře

rozlišit (více v kapitole 4.3) (Raitviir et Huhtinen 1997). Důležité také je, že se chlupy na okrajích případně i bázi apothecia vyskytují vždy a u všech zástupců čeledi.



Obr. 1. *Proliferodiscus*; **a-** *P. dispersus*. Čerstvá apothecia na substrátu, **b-** *P. earoleucus*. Čerstvá apothecia na substrátu, **c-** *P. dispersus*. Podélný řez apotheciem, po okrajích jsou viditelné chlupy, **d-** *P. earoleucus*. Podélný řez apotheciem ve fázovém kontrastu. Převzato z Haines et Dumont (1983).

4.1.2 Morfologický tvar

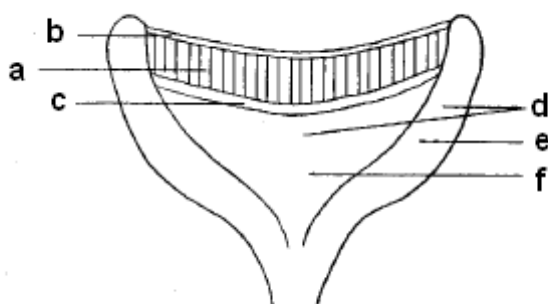
Celkový tvar apothecia je u všech zástupců kruhový a pohárkovitý. Mladé plodnice mají pravidelný kruhový tvar, starší plodnice už můžou mít tvar více nepravidelný, zprohýbané okraje nebo u více plochých typů apothecia jako mají některé druhy rodů *Hamatocanthoscypha*, *Hyaloscypha* nebo *Dasyscyphella* se s postupným stářím můžou okraje apothecia otáčet směrem dolů a stávat se více konvexní, až úplně ztrácejí vzhled apothecia (Raitviir 2002). Typicky jsou ale apothecia konkávní, ovšem liší se stupněm své konkávnosti rod od rodu, mnohdy i druh od druhu.

V čeledi Hyaloscyphaceae najdeme u většiny zástupců pohárkovitá polootevřená apothecia, ale objevují se zde i zajímavosti, kterou je třeba *Hyaloscypha aureliella* s plochými rovnými apothecii nebo *Arachnopeziza aurata* s vypouklými apothecii nebo můžeme mezi zástupci čeledi nalézt druh s téměř uzavřenými apothecii, která má *Albotricha acutipila* (Huhtinen 1990).

Stejně tak jako se tato čeleď liší ve tvaru plodnice nebo chlupů, tak se liší i v přisedání na substrát. Největší část druhů čeledi tvoří organismy sesilní, které jsou apotheciem přímo přirostlé k substrátu, jako je tomu u zástupců rodů *Amicodisca*, *Cistella*, *Hyaloscypha*, *Olla* a dalších, nebo subsesilní, které k substrátu přisedají zúženou bází apothecia, jak můžeme pozorovat u rodů *Fuscoscypha*, *Hamatocanthoscypha* nebo *Lachnelulla* (Raitviir 2004). Ale vyskytuje se zde i několik rodů typicky stopkatých a to například rody *Brunnipila*, *Dasyscyphella*, *Remleria* a *Roseodiscus*, které na substrát přirůstají krátkou stopkou, nebo rod *Antinoa*, pro který je typická velmi dlouhá a často tenká stopka, dosahující délky až několik milimetrů (Velenovský 1934).

4.1.3 Anatomická stavba

Uspořádání různých typů pletiv uvnitř apothecia je důležitým znakem při určování všech apotheciálních skupin oddělení Ascomycota, a tedy i při určování zástupců čeledi Hyaloscyphaceae (Korf et Kohn 1980, Baral 1984). V literatuře se občas objevují různé pojmy pro totožné vrstvy apothecia, a tak se stává, že je zmatek v pojmenovávání struktur, ale většina autorů už se shoduje na popisu, který vystihuje Obr. 2.



Obr. 2. Mediální řez apotheciem: **a-** hymenium; **b-** epithecium; **c-** hypothecium; **d-** excipulum; **e-** ektální excipulum; **f-** dřevné excipulum. Převzato z Korf (1959).

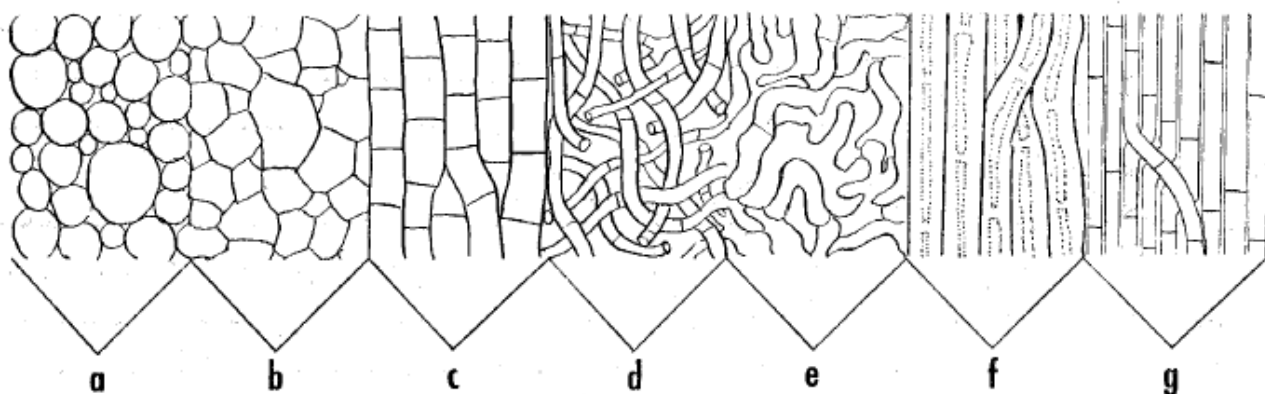
Hymenium (Obr. 2a) je tvořeno palisádou vřecek a ta jsou většinou ještě doprovázena parafýzami, které vyrůstají mezi nimi. Parafýzy bývají stejně dlouhé jako vřečka, ale najdou se zde zástupci jak s kratšími parafýzami, tak i s delšími parafýzami než jsou samotná vřečka. Vrcholy parafýz mohou být rozvětvené a tyto rozvětvené konce pak dohromady formují pevnou vrstvu přesahující vřečka. Taková vrstva se potom nazývá epithecium (Obr. 2b). Nicméně epithecium je velmi vzácnou strukturou mezi zástupci čeledi Hyaloscyphaceae, vyskytuje se pouze u několika málo

rodů; typicky u rodu *Psilachnum* (Galán et Raitviir 1999), kde se dá pozorovat velmi zřetelně a epithecium je pro tento rod velmi typické (Han et al. 2009), dále se může vyskytovat nevýrazné epithecium u rodů *Calycellina* nebo *Cistella* (Lowen et Dumont 1984). Pod hymeniem se nachází vrstva zvaná hypothecium (Obr. 2c), která je mnoha autory také nazývaná jako subhymenium. Jedná se o pevně uspořádanou změť hyf, ze kterých vyrůstají vřesky a parafýzy (Dennis 1975). Zbytku apothecia se říká excipulum (Obr. 2d) a vždy je rozdělené na dvě části. Ektální excipulum (Obr. 2e) je okrajovou částí excipula. Druhou částí excipula je dřevné excipulum (Obr. 2f), které se vyskytuje ve středním prostoru apothecia, vyplňuje prostor mezi ektálním excipulem a hypotheciem. U stopkatých zástupců nastávají dvě možnosti, buď se dřevné excipulum vyskytuje i ve středu stopky, anebo do stopky nevstupuje a stopka je tedy tvořena pouze ektálním excipulem (Huhtinen 1990). Obě dvě části excipula mohou být tvořeny jednou, dvěma nebo i více jak dvěma typy textur pletiva (Korf 1959).

4.2 Excipulum

Excipulum tvoří největší část apothecia a jeho stavba a struktura je tedy velmi důležitým determinačním znakem, o to víc, když z něj vyrůstají chlupy, pro čeleď Hyaloscyphaceae tak typické a rodově charakteristické. Jak již bylo zmíněno excipulum může být tvořeno jedním ale i několika různými typy textur pletiva, které jsou pro určování rodů čeledi Hyaloscyphaceae nezbytné (Baral 1984).

Typy textur neboli typy uspořádání hyf v nepravých pletivech hub nejnázorněji a tedy pravděpodobně nejlépe rozdělil a definoval Starbäck (1895). A Korf (1950) následně rozšířil povědomí tohoto rozdělení a nakonec pro ještě lepší orientaci v typech textur vytvořil rozlišovací klíč společně s diagramem (Obr. 3), který už velmi spolehlivě pomáhá rozeznávat jednotlivé typy textur uvnitř struktur apothecia.



Obr. 3. Diagram typů textur, pohled na řez apotheciem. **a-** textura globulosa, **b-** textura angularis, **c-** textura prismatica, **d-** textura intricata, **e-** textura epidermoidea, **f-** textura oblita, **g-** textura porrecta. Převzato z Korf (1959).

Jednotlivé typy textur se od sebe odlišují tvarem a uspořádáním buněk. Daly by se rozdělit na dvě skupiny: za prvé typy s buňkami krátkými, respektive ve všech směrech přibližně stejně dlouhými, kde se tím pádem nedají rozlišit jednotlivé hyfy, a za druhé typy s buňkami dlouhými, respektive buňkami protáhlými v jednom směru osy, které jsou uspořádané v jednotlivé hyfy a ty jsou pak zřetelně rozlišitelné (Korf 1959).

Do první skupiny by se řadila textura globulosa (Obr. 3a), která má buňky kulovité isodiametrické nebo mírně oválné, a přestože jsou u sebe buňky těsně nahloučené, mezi jednotlivými buňkami se nacházejí drobné, přesto zřetelné mezibuněčné prostory. Textura angularis (Obr. 3b) se také řadí k typům s krátkými buňkami, protože buňky tohoto typu textury jsou taktéž isodiametrické. Od textury globulosa se liší nahloučeností buněk, v textuře angularis jsou na sebe buňky tak nahloučené, že nevzniká žádný mezibuněčný prostor a při pohledu na řez se zdá, že buňky zaujímají nepravidelný tvar mnohoúhelníků. Tento tvar je způsoben vzájemným tlakem buněk na buněčné stěny (Snell et Dick 1957). Posledním typem textury, která má tzv. krátké buňky je textura prismatica (Obr. 3c). Pro tu jsou typické na řezu více či méně obdélníkové buňky, které na sebe těsně doléhají a nedávají tedy žádné místo mezibuněčným prostorům.

Do druhé skupiny, se řadí například textura intricata (Obr. 3d), pro kterou jsou typické neuspořádané hyfy, potažmo podlouhlé buňky, a zřetelné mezibuněčné prostory mezi nimi. Narozdíl od textury epidermoidea (Obr. 3e), která má také hyfy neuspořádané a rozbíhající se do všech stran, netvoří žádné mezibuněčné prostory, protože jednotlivé hyfy, jsou spojené svými buněčnými stěnami a jsou sdružené těsně u sebe. Další skupinou typů textur s dlouhými buňkami jsou typy s uspořádanými hyfami, které se sbíhají paralelně jedním směrem. Takovým typem je textura oblita

(Obr. 3f), která má jednotlivé buňky výrazně tlustostěnné a každá buňka hyfy má velmi úzký lumen a textura porrecta (Obr. 3g), která naopak nemá tlustostěnné buňky a buňky hyf mají široký lumen (Korf 1959).

4.3 Chlupy

4.3.1 Obecná charakteristika

Excipulární chlupy jsou charakteristickým znakem čeledi Hyaloscyphaceae a velmi dobře ji reprezentují (Hosoya et Otani 1997a, Han et al. 2013). Vyrůstají po okraji apothecia z krajních buněk ektálního excipula a to za všech okolností. I v případě, že jsou pěstovány v kultuře, tak jsou na apotheciích chlupy přítomné; tedy za předpokladu, že se plodnice vůbec v kultuře vytvoří, což není úplně běžný jev (Huhtinen 1990). Chlupy se tedy dají jednoznačně považovat za typický a stálý znak čeledi Hyaloscyphaceae (Raschle 1977). Rozmanitost ve stavbě, struktuře, tvaru, vzhledu a velikosti chlupů v této čeledi je opravdu obrovská, a jednotlivé typy chlupů jsou taxonomicky velmi významným znakem a je zajímavé, že právě morfologie chlupů pravděpodobně odráží fylogenezi skupiny a může tedy být dobrým vodítkem k poznání vývojově správnému uspořádání čeledi (Han et al. 2013).

4.3.2 Vyrůstání z excipula a septace

Chlupy jsou diferencované buňky, které vyrůstají z buněk excipula a občas je obtížné určit, co je ještě excipulární buňka a co už je buňka chlupu. U takových druhů, které mají chlupy se septovanou bazální částí, je tato hranice obzvláště těžko rozeznatelná, a bohužel ji každý definuje po svém (Ellis et Ellis 1985). Z toho důvodu dochází v literatuře k rozporům, co vlastně znamená „septovaný chlup“. V některých případech se jedná o chlup, který je septovaný jen na své bázi ještě v oblasti excipula, třeba jen jednou přehrádkou, ovšem přehrádek může být i několik, a potom má chlup na své bázi více menších buněk a následně jednu dlouhou koncovou. Nebo se pod pojmem „septovaný chlup“ může skrývat chlup s několika přehrádkami po celé své délce, případně chlup s jednou přehrádkou v polovině chlupu nebo v koncové části (Huhtinen 1990). Každopádně je literatura v tomto ohledu velmi nespecifická a bez ilustrační přílohy se jen těžko odhaduje, co má autor pod pojmem „septovaný chlup“ na mysli.

Septace byla nějakou dobu považována za důležitou rodovou charakteristiku čeledi Hyaloscyphaceae (Baral 1984), ale Huhtinen (1990) označil septaci chlupu za nepříliš dobrý taxonomický ukazatel. Podle něj je septace nutná u druhů s dlouhými chlupy, dlouhý chlup totiž potřebuje posílit svou strukturu, proto má spíše vytvořené přepážky, kdežto chlup krátký ji

nepotřebuje a tedy se u něj přepážky nevytvářejí. Z toho důvodu Huhtinen usuzoval, že je septace špatnou rodovou charakteristikou, protože způsobovala zmatky u rodů, kde se vyskytovaly jak druhy s krátkými, tak druhy s dlouhými chlupy. Naopak však slouží jako dobrý doprovodný znak pro rozlišení druhů (Huhtinen 1993b).

4.3.3 Funkce a význam

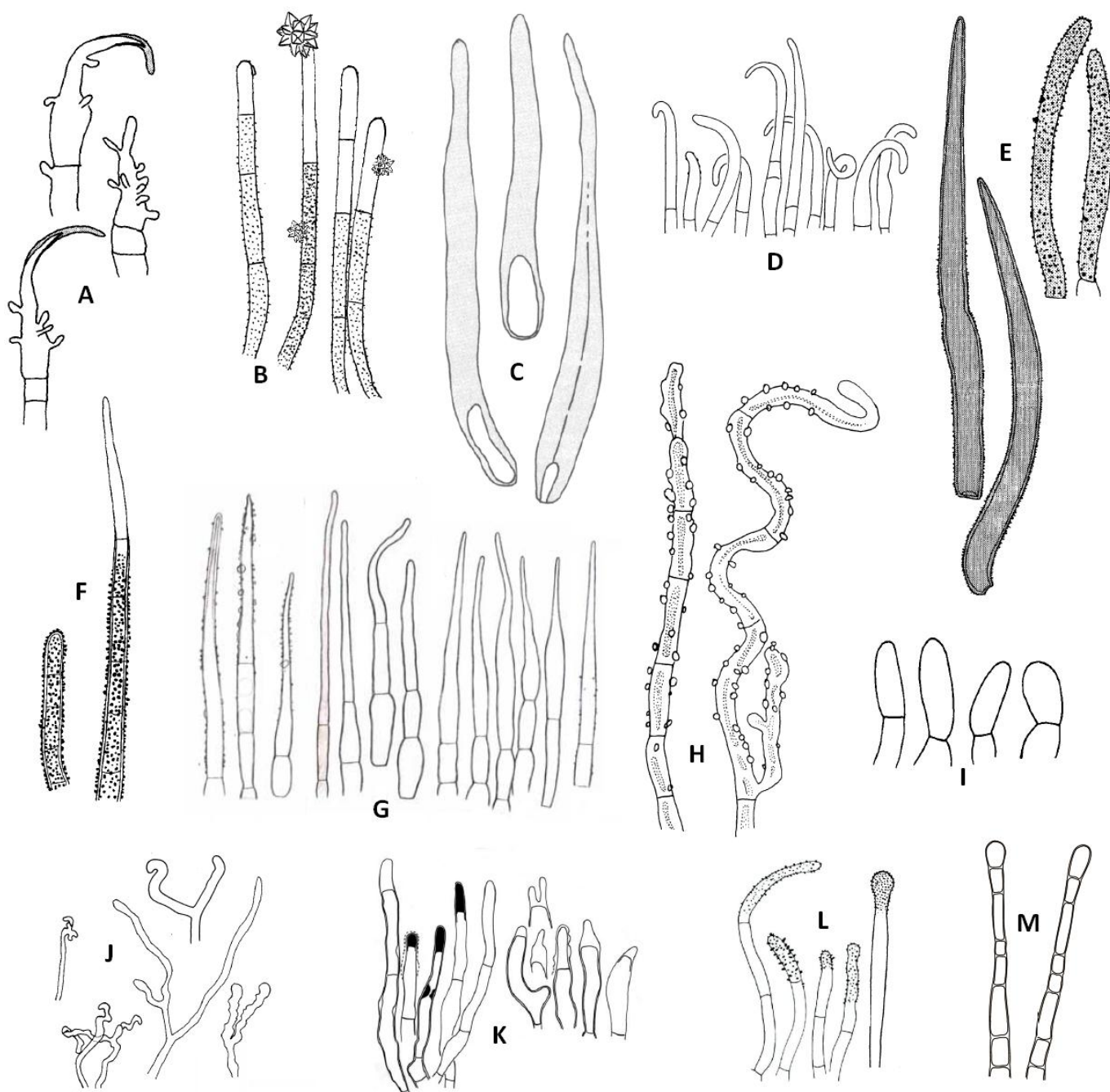
O funkci chlupů čeledi Hyaloscyphaceae se toho ví překvapivě málo. Především když uvážím, jak významnou strukturu pro tuto čeleď představují a kolik vědců se jimi zabývalo a zabývá, je to zarážející. Doposud je jedinou prokázanou funkcí chlupů jejich exkrece (Raitviir 1986), která většinou přímo souvisí se strukturou povrchu chlupu a může tedy být (a většinou je) zajímavá z hlediska morfologické determinace druhů (Korf et Kohn 1980).

Konečným produktem exkrečního procesu mohou být pryskyřičné exudáty, krystalové čepičky nebo další jiné útvary z krystalů vystupující z chlupu nebo třeba dobře rozlišitelné útvary z mízy (Raitviir et Huhtinen 1997). Takovouto exkreční činností chlupu vzniká různý reliéf povrchu chlupu: bradavičnatý, výstupkatý, ostnatý, hrbolkatý atd. a každý může být vytvořen různým produktem s odlišným chemickým složením (Raitviir et Blank 1988). Tato skutečnost se dá využívat při morfologickém určování nebo rozlišování jednotlivých druhů čeledi Hyaloscyphaceae (Huhtinen 2001).

Skutečný význam exkrece chlupů ještě není úplně objasněn, prozatím se připouští možnost, že by se mohlo jednat o ochrannou funkci, kdy se pomocí vyloučených látek a krystalů na povrchu chlupů snaží houba chránit před členovci, kteří je jinak běžně okusují; příkladem mohou být roztoči, brouci nebo další hmyz (Dennis 1978).

4.3.4 Morfologická stavba

Morfologie chlupů čeledi Hyaloscyphaceae je velmi rozmanitá. Tvar chlupů je konstantní znak, který je rodově a v některých případech i druhově specifický a je tedy velmi vhodným taxonomickým znakem; každý rod této čeledi se vyznačuje typickým tvarem chlupů (Velenovský 1934). Na Obr. 4 je naznačena pestrost morfologie chlupů na několika nákresech patřící vybraným rodům čeledi Hyaloscyphaceae.



Obr. 4. Příklad široké škály tvarové rozmanitosti chlupů čeledi Hyaloscyphaceae. **A-** *Mollisina*: chlupy na bázi septované a na vrcholu s výraznými prstovitými výrůstky, které se různě kroucí, případně mohou mít tlustostěnné skelné vrcholy (Hosoya et Otani 1997b); **B-** *Dasyscyphella*: septované chlupy převyšující vřeska, bazální buňky chlupů jsou bradavičnaté, zatímco vrcholová buňka případně dvě vrcholové buňky jsou hladké, nanejvýš se na nich můžou objevit krystaly (Raitviir 2002); **C-** *Urceolella*: výrazně tlustostěnné skelné chlupy s velmi úzkým a na bázi rozšířeným lumen chlupu (Hosoya et Otani 1997b); **D-** *Hamatocanthoscypha*: kratší chlupy s různě intenzivně zahnutými a zatočenými vrcholy, pokud jsou septované, tak jedině v bazální rovné části chlupu (Huhtinen 2001); **E-** *Venturiocistella*: vpravo jsou chlupy primární: světlé tenkostěnné a pokryté jemnými výstupky, vlevo jsou chlupy sekundární: tmavé, hladké a pevné, sekundární chlupy vyrůstají stejně jako primární z excipula (Hosoya et Harada 1999); **F-** *Albotricha*: vlevo je chlup primární, který je krátký,

bradavičnatý a má zakulacený vrchol, vpravo je pak chlup sekundární, který proliferuje z vrcholu primárního chlupu, má zašpičatělý a hladký konec (Ono et Hosoya 2001); **G- *Hyaloscypha***: hyalinní na bázi septované chlupy, které mají často rozšířenou bazální nebo střední část chlupu, můžou mít na povrchu několik málo výstupků, případně můžou mít vrcholy chlupů mírně zvlněné nebo zahnuté (Baral et al. 2009); **H- *Proliferodiscus***: dlouhé a různě kroucené a zprohýbané chlupy, které se mohou větvit a po celém svém povrchu mají výrazné výstupky (Haines et Dumont 1983); **I- *Microscypha***: velmi krátké a baculaté chlupy se zakulaceným vrcholem (Hosoya et Otani 1997a); **J- *Polydesmia***: hladké větvené chlupy, která se různě kroutí a vzájemně zaplétají (Hosoya 2009); **K- *Protoinguicularia***: septované mírně zvlněné chlupy s tlustostěnnými skelnými vrcholy, které při styku s činidlem Kongo červeň výrazně rudnou, jak je vidět na levé sérii chlupů, vpravo jsou chlupy v Melzerově činidle (Huhtinen et al. 2008); **L- *Cistella***: neseptované hyalinní chlupy s mírně bambulkovitými vrcholy pokrytými jemnými výstupky, vrcholy chlupů můžou být i nerozšířené a mírně zahnuté (Raitviir 2004); **M- *Arachnopeziza***: výrazně septované chlupy se silnějšími stěnami buněk, vrcholová buňka bývá kulatější a občas i výraznější než ostatní (Morozova 2014)

Rozlišují se především na základě povrchové struktury a jejich tvaru, následně se sleduje další specifika; jako tlustostěnnost nebo tenkostěnnost, větvení, rozšíření v různých částech, septace nebo třeba barvitelnost v různých činidlech: nejčastěji v Melzerově činidle (MLZ) případně v Kongo červení (CR) (Raitviir 1970). Podle těchto kritérií se běžně dá zástupce čeledi Hyaloscyphaceae zařadit do rodu a na základě dalších podrobnějších informací, často podle velikosti chlupů (Svrček 1986a) nebo podle dalších struktur apothecia jako jsou vřeska, askospory a parafýzy, se dá už velmi dobře zařadit do konkrétního druhu (Raitviir 2004).

Například u typového rodu *Hyaloscypha* je důležitým druhově rozpoznávacím znakem velikost chlupů, jejich tvar ve smyslu, zda jsou chlupy rozšířené a v jakých částech se tyto rozšířeniny nacházejí a také je velmi důležitý povrch chlupu. U rodu *Hyaloscypha* totiž můžeme narazit na různé formy povrchové struktury chlupů. Nacházejí se zde druhy s hladkými chlupy jako *H. leuconica* nebo *H. vitreola* zároveň i druhy s výrazně bradavičnatými chlupy, kterými jsou například *H. albohyalina*, *H. fuscostipitata* nebo *H. priapi*, ale vyskytují se zde také druhy s mírně bradavičnatými chlupy v některých svých populacích a s hladkými v ostatních populacích, dokonce i na jedné plodnici se můžou objevit jak bradavičnaté tak hladké chlupy a to u druhů: *H. britanica*, *H. daedaleae*, *H. diabolica*, *H. fuckelii* nebo třeba *H. strobilicola* (Baral et al. 2009). A zrovna u rodu *Hyaloscypha* je přítomnost výstupků nebo bradavic na chlupech taxonomicky významnější než jejich absence (Huhtinen 1990), z čehož vyplývá, že jsou naposledy zmíněné druhy považovány za druhy s bradavičnatými chlupy, přestože některé jejich populace můžou mít naprosto hladké chlupy a vždy je důležité uvážit tuto skutečnost. Pokud se ovšem v žádné populaci daného druhu nevyskytují bradavičnaté chlupy, jako je tomu u druhů *H. leuconica* a *H. vitreola*, pak je i absence bradavic

platnou taxonomickou charakteristikou (Huhtinen 1990).

4.3.5 Anatomická stavba

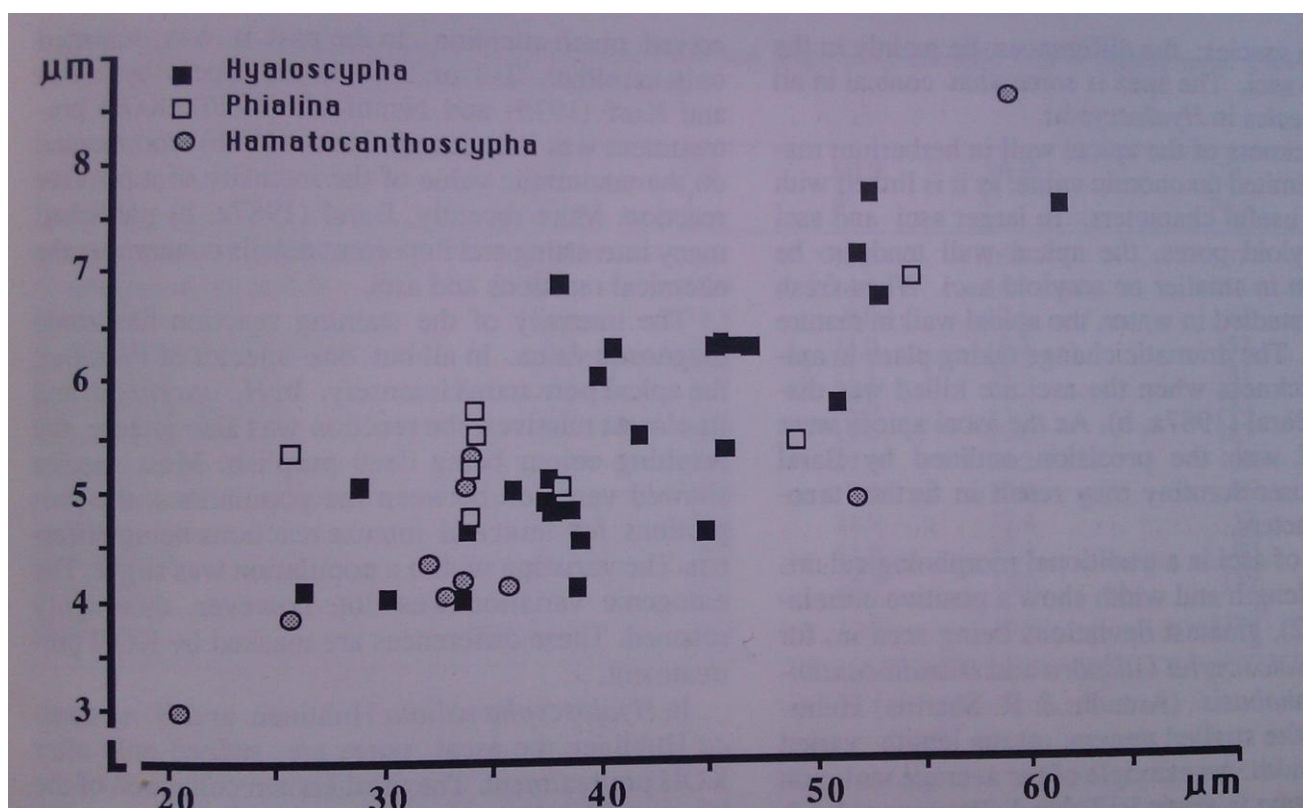
Zajímavou a důležitou strukturou chlupu, sloužící také jako jeden z rozlišovacích znaků některých rodů případně druhů, je buněčná stěna (Hosoya et Otani 1997a). Ta se stala i předmětem několika studií, protože je zájem zjistit, zda je anatomie buněčné stěny chlupů taxonomicky významným znakem (Han et al. 2013).

Různorodost buněčné stěny buněk chlupů je mezi rody v čeledi Hyaloscyphaceae překvapivě rozmanitá; můžeme se zde setkat minimálně s pěti typy buněčných stěn a tedy minimálně s pěti typy chlupů: 1. chlupy tenkostěnné s tenkou buněčnou stěnou po celé své délce; 2. chlupy tenkostěnné, které mají ztlustlou jen vrcholovou část chlupu, případně vrcholovou i bazální část; 3. chlupy tlustostěnné se ztlustlou buněčnou stěnou po celé své délce; 4. chlupy tlustostěnné pouze ve střední části chlupu, jeho bazální a vrcholové části zůstávají tenkostěnné, tento typ buněčné stěny je velmi vzácný a nachází se u některých druhů rodu *Hyaloscypha*; 5. tlustostěnné chlupy po celé své délce, ale nejedná se o tlustostěnnost způsobenou ztlustnutím buněčné stěny, nýbrž o tlustostěnnost způsobenou vyšší koncentrací hnědého pigmentu v buněčné stěně, takovýto typ buněčné stěny se vyskytuje u druhu *Hamatocanthoscypha uncinata* (Huhtinen 1990).

Tlustostěnnost/tenkostěnnost chlupů je zdá se konstantním znakem, ale občas se v populaci vyskytnou i plodnice, které se charakteristice buněčných stěn oproti zbytku populace vymykají, přestože se jedná o totožný druh (Huhtinen 1990); proto je u malé populace nevhodné řídit se pouze tímto znakem chlupů, ale je potřeba přihlídnout především k dalším charakteristikám. Nicméně u velké populace, kde máme k dispozici veliký vzorek plodnic a můžeme dobře vystihnout charakter buněčné stěny chlupů v populaci, je tato charakteristika dobrým doprovodným určovacím znakem, který nám může pomoci determinovat houbu do druhu (Raitviir 1970, Huhtinen 1990, Raitviir 2004).

4.4 Vřečka

Vřečka čeledi Hyaloscyphaceae jsou běžně 8-sporová, pouze u několika druhů se vyskytují 4-sporová vřečka (Baral 1989), která jsou i obecně u oddělení Ascomycota vzácná (Bessey 1950). Vřečka zaujímají vždy válcovitý tvar, ale jejich velikost a zakončení už bývají druhově specifické. Největší diverzita tkví právě ve velikosti vřeček a ta je také tradičním taxonomickým kritériem čeledi (Raitviir 1970). Délka a šířka vřeček spolu pozitivně korelují, jak dokazuje i Graf 1, který vypracoval Huhtinen (1990) pro tři běžné rody čeledi Hyaloscyphaceae.



Graf 1. Korelace střední délky (osa x) a šířky (osa y) různých druhů 3 rodů čeledi Hyaloscyphaceae. Převzato z Huhtinen (1990).

Rod *Phialina* v současnosti sice není samostatným rodem čeledi, nicméně většina jeho druhů byla přeřazena do jiných rodů čeledi Hyaloscyphaceae a jsou tedy její součástí.

Největší odchylku v této korelaci Huhtinen pozoroval u druhů *Hyaloscypha latispora* a *Hamatocanthoscypha melanobasis*. Druh *Hyaloscypha latispora* má vřeska střední délky okolo 38 μm , ale rozhodně výrazné šířky: až 7 μm . Naopak druh *Hamatocanthoscypha melanobasis* je vychýlený opačně, vřeska má velmi dlouhá kolem 55 μm , ale široká pouze okolo 5 μm . Také vysledoval, že u všech 3 sledovaných rodů (*Hamatocanthoscypha*, *Hyaloscypha* a *Phialina*) byla podstatně větší diverzita v délce vřesek, než v jejich šířce. Délka vřesek se pohybovala v rozmezí 20-63 μm , zatímco šířka vřesek v rozmezí 3-8 μm .

V té samé práci Huhtinen (1990) zaznamenal velmi zajímavý jev, který je předmětem několika studií a to, že rozměry a tvar vřesek závisí na činidle, ve kterém jsou pozorovány. Baral (1987b) tento jev sledoval a popsal celkově u oddělení Ascomycota a experimentálně prokázal, že rozdíly v rozměrech vřesek za použití různých činidel jsou nezanedbatelné a je tedy v literatuře vždy důležité uvést, v jakém činidle byly dané rozměry naměřené. Baral ve své práci porovnal rozdíly především mezi vodou, MLZ a Lugolovým činidlem (IKI). Rozdíly v rozměrech vřesek v jednotlivých činidlech činili u některých skupin vřeskovýtusých hub až 25 %, běžné byly rozdíly

do 10 % u délky věcek a 10-15 % u jejich šířky. Huhtinen (1990) pak tedy tento jev pozoroval konkrétně u čeledi Hyaloscyphaceae a experimentálně ho ověřil: studoval deset druhů rodu *Hyaloscypha* tak, že porovnával rozměry šířky jejich věcek v běžně používaných činidlech této čeledi: voda, MLZ a Cotton blue (CB). Výsledky této práce taktéž vypovídají o významném rozdílu rozměrů, ten činí až 15 %. Nejmarkantnější rozdíl je mezi věckami měřenými v MLZ a věckami měřenými v CB, rozdíl v rozměrech mezi nimi činí téměř 10 %. Také při tomto pozorování zaznamenal, že měřil rozdílné hodnoty u živého a mrtvého materiálu. Tuto problematiku podrobně rozpracoval Baral (1992) celkově u oddělení Ascomycota.

Zajímavou strukturou, která také hraje svou taxonomickou úlohu nejen v čeledi Hyaloscyphaceae je askoapikální aparát věcek: jedná se o otevírací aparát věcka, po jehož otevření se mohou uvolňovat ven zralé askospory. Struktura aparátu je barvitelná v MLZ: při kontaktu s jódem obsaženým v MLZ struktura výrazně zmodrá a je následně velmi dobře pozorovatelná i pod světelným mikroskopem, v literatuře se tento jev zmodránění aparátu značí symbolem J+, případně J- při neobarvení (Korf 1959). Ve svých studiích Kohn et Korf (1975) a Nannfeldt (1976) představují metodiku „KOH pretreatment“ – kdy se materiál, který v MLZ vykazoval známky negativní reakce J-, nechá reagovat s KOH a následně znovu pozoruje v MLZ. Některé druhy čeledi Hyaloscyphaceae na „KOH pretreatment“ reagují pozitivní reakcí a jejich aparát se barví na výrazně modrou barvu. Této pozitivní reakci přiřazuje Baral (1987a) taxonomickou hodnotu.

Zajímavým a trochu kontroverzním znakem je hákování na bázi věcka versus jednoduché přisídání báze věcka k buňce hypothecia. Existují totiž rozpory mezi jednotlivými názory vědců na tento znak. Taxonomickou hodnotu tomuto znaku již tradičně přiřazují severoamerické studie: (White 1943, White 1944, Korf 1951, Haines 1974, Haines et McKnight 1977, Kohn 1979, Haines 1980, Haines et Dumont 1984, Korf et Zhuang 1984, Korf et Zhuang 1985, Zhuang et Korf 1986, Zhuang 1988). V evropské literatuře bylo studium hákování věcek dlouho zanedbávané, obzvláště u inoperkulátních apotheciálních skupin oddělení Ascomycota. Až Arendholz (1979) použil právě rozdílnosti v bázi věcek k rozlišení blízkých druhů čeledi Hyaloscyphaceae. A následně i Baral (1984) využil hákování věcek jako platné charakteristiky na úrovni druhů, nicméně také zmínil, že hákování věcek je sice dobrým doplňujícím znakem, ale nepřítomnost hákování nikoliv. K tomuto názoru se přidal i Huhtinen (1990) a zmínil, že zdánlivá nepřítomnost hákování věcek může být způsobena pouze chybou lidského faktoru, jak se sám několikrát přesvědčil. Huhtinen také podotkl, že se hákování nemusí vyskytovat u všech populací druhu, a proto by nepřítomnosti hákování na bázi věcek neměl být přikládán takový význam, jaký mu severoameričtí vědci dávali.

4.5 Askospory

Tvary a především velikosti askospor jsou u čeledi Hyaloscyphaceae rozmanité a jsou dobře použitelným druhově determinačním znakem. Stejně jako vřecka si askospory zachovávají určitou proporcionalitu a hodnoty mezi délkou a šířkou askospor spolu pozitivně korelují a askospory jsou téměř u všech druhů více či méně oválné (Huhtinen 1990). Nicméně se liší například v zahnutí (rovné, zahnuté, zalomené), septaci (nacházejí se zde jak druhy nepřehrádkované tak i přehrádkované) a zejména ve velikosti. Velikost askospor se druh od druhu velmi liší, pro příklad: u rodu *Hyaloscypha* má nejmenší askospory druh *Hyaloscypha strobilicola* s rozměry askospor 4 μm x 1,5 μm a největší *Hyaloscypha vitreola* s rozměry 12 μm x 3 μm a ostatní druhy rodu *Hyaloscypha* se pohybují po celé škále velikostí mezi tím, přičemž si zachovávají více či méně oválný tvar (Raitviir 2004).

Kromě tvaru a velikosti askospor se sleduje ještě jejich obsah; zda obsahují nebo neobsahují lipidové krůpěje. Je ovšem velmi důležité zaznamenat, zda byly krůpěje sledovány u mrtvého nebo živého materiálu a zároveň zda byly sledovány v mladém nebo starším apotheci; ontogenetický vývoj totiž ovlivňuje obsah askospor. Starší zralé askospory, pokud obsahují lipidové krůpěje, tak jsou dvě a kulovité; zatímco mladší askospory obsahují několik méně pravidelných krůpějí (Baral 1992).

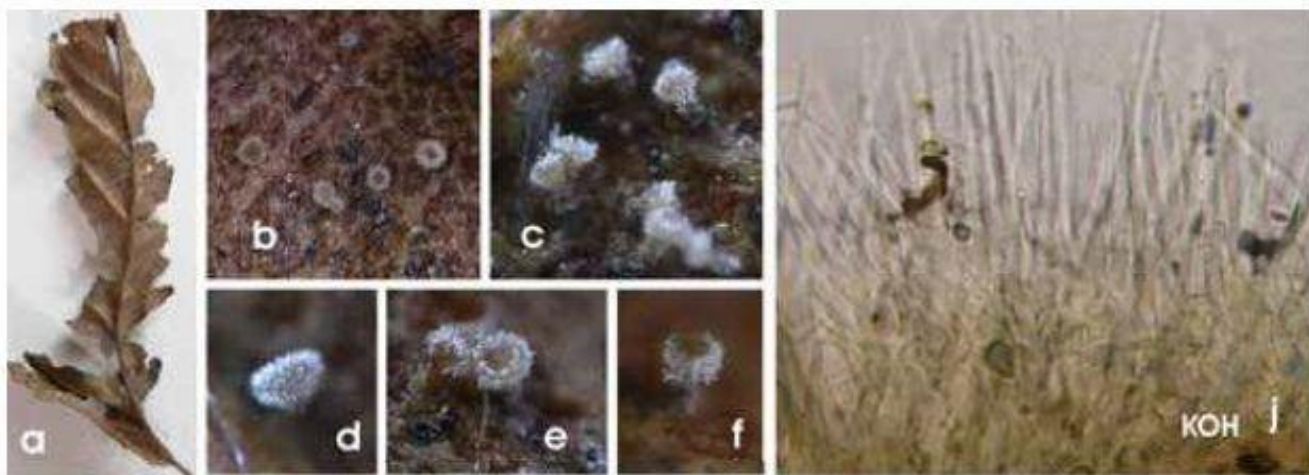
4.6 Parafýzy

Parafýzy vyrůstají mezi vřecky a zaujímají válcovitý tvar a u většiny druhů čeledi Hyaloscyphaceae jsou výrazně užší než vřecka a zároveň stejně dlouhé nebo kratší. Pokud parafýzy vřecka převyšují a vytvářejí tím vrstvu epithecia (viz kapitola 4.1.3), jedná se o vhodný taxonomicky významný znak, který se vyskytuje jen u malé části druhů čeledi (Korf 1959).

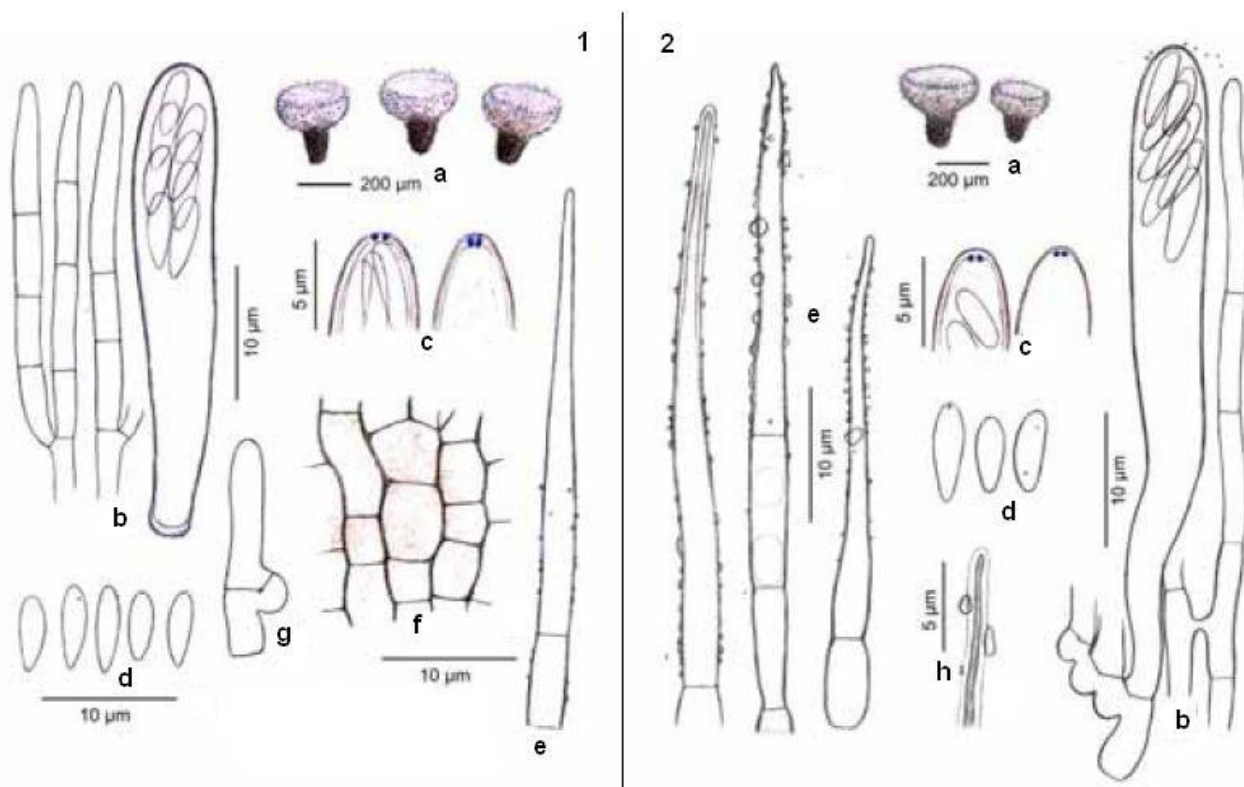
Parafýzy bývají typicky hladké, rovné, hyalinní, neseptované a nevětvené (Huhtinen 1990). Pokud je tomu jinak a parafýzy jsou na povrchu strukturované, zahnuté, septované, větvené nebo obsahují nějaké pigmenty či lipidové krůpěje, jedná se o výjimečné struktury, které se stávají vhodným taxonomickým znakem pro daný druh (Raitviir 2004).

4.7 Znázornění taxonomicky významných znaků čeledi

Pro demonstraci všech výše zmíněných taxonomicky významných struktur a dalších diagnostických znaků u čeledi Hyaloscyphaceae jsem zvolila druh *Hyaloscypha fuscostipitata*, ke kterému vytvořili Baral et al. (2009) velmi názorné a pěkné obrázky a fotografie (Obr. 5, Obr. 6).



Obr. 5. *Hyaloscypha fuscostipitata* – celkový vzhled apothecia: **a**- list rodu *Carpinus betulus*, na němž byla apothecia nalezena; **b, c, d, e, f**- rehydratovaná apothecia; **j**- chlupy po okraji apothecia. Fotografie: H.-O. Baral z herbářového materiálu starého přes 31 let. Převzato z Baral et al. (2009).



Obr. 6. *Hyaloscypha fuscostipitata* – mikrostruktury: **a**- čerstvá stopkatá apothecia; **b**- vřecko s askosporami a parafýzy; **c**- detail vrcholů věcek; **d**- askospory; **e**- chlupy; **f**- ektální excipulum ne řezu; **g**- hákování na bázi mladého vřeka; **h**- detail vrcholu chlupu; části obrázku **1** a **2** rozlišují dvě různé populace téhož druhu (1- populace H.B. 831; 2- populace H.B. 3283). Převzato z Baral et al. (2009).

5 Anamorfní propojení s teleomorfami

Propojení teleomorf čeledi Hyaloscyphaceae s anamorfami je prozatím velmi komplikovanou záležitostí, která zatím není podrobně prozkoumána, a jen málo studií se touto problematikou zabývá.

Příkladem za všechny může být studie, ve které Hosoya (2002) pracoval se třemi druhy rodu *Hyphodiscus*. Tento rod byl v minulosti spojován s anamorfním rodem *Phialophora*-like (tedy s anamorfami morfologií připomínající rod *Phialophora*), který se objevoval v kulturách (Helfer 1991). Hosoya (2002) tuto skutečnost potvrdil, i v jeho kulturách se vyskytovaly anamorfy *Phialophora*-like, které dokonce přiblížil k sekci *Catenulatae*, nicméně se nedaly určit jako žádný dosud popsáný druh z této sekce. A protože anamorfy rodu *Phialophora* jsou spojovány spíše s peritheciálními rody oddělení Ascomycota, rozhodl se Hosoya (2002) pro anamorfy rodu *Hyphodiscus* vytvořit nový rod: *Catenulifera*, aby tak zabránil ještě větší polyfyletičnosti rodu *Phialophora*.

V současnosti se s čeledí pojí jména 12 anamorfních rodů (viz Tab. 1), z nichž 10 je hyfomycetálních (Seifert et al. 2011) a 2 jsou coelomycetální (Sutton 1980); i tato skutečnost ukazuje, že čeleď Hyaloscyphaceae sensu lato je polyfyletická a její revize je více než nezbytná.

6 Ekologie čeledi Hyaloscyphaceae

Jak již bylo zmíněno v úvodní kapitole 3.2, naprostá většina druhů čeledi Hyaloscyphaceae je saprotrofní a plodnice těchto druhů vyrůstající na mrtvém bylinném nebo dřevěném substrátu. Co už zmíněno nebylo je, jaký vliv mají tyto saprotrofové na rozklad opadu lesních porostů. Saprotrofické houby obecně jsou hlavními dekompozitory dřeva a opadu jehličnatých dřevin a hrají tak důležitou roli v koloběhu živin a uhlíku v boreálních lesích (Rayner et Boddy 1988). Ve své studii se Boberg et al. (2011) zabývali právě tím, jaký vliv mají různé skupiny hub na rozklad opadu jehličnanů; konkrétně se zaměřili na rozklad jehlic běžného druhu *Pinus sylvestris*. Do jejich studie byly zahrnuty i dva blíže neidentifikované druhy z podčeledi Hyaloscyphoideae. Z výsledků práce vyplynulo, že i tyto druhy jsou významnými dekompozitory, nicméně oproti dalším druhům z řádu Helotiales rozkládají jehlice druhu *Pinus sylvestris* pomaleji; mezi nejlepší dekompozitory jehlic *Pinus sylvestris* se zařadily druhy z oddělení Basidiomycota (Boberg et al. 2011).

Zajímavější jsou ovšem výjimky, které se v této čeledi vyskytují, a těmi jsou druhy parazitické a druhy endofytické. Mezi parazity čeledi se například řadí několik druhů rodu *Hyaloscypha*: *H. hepaticola* i *H. albocarpa* parazitují především na lístcích mechorostů ve střední Evropě (Baral et al. 2009). Stejně tak některé druhy rodu *Roseodiscus*; *R. subcarneus* parazituje na lístcích mechorostů (Svrček 1959) a *R. equisetinus* parazituje na zástupcích rodu *Equisetum* (Baral et

Krieglsteiner 2006). Jedním z dalších parazitů čeledi Hyaloscyphaceae je druh *Polydesmia lichenis*, který parazituje na lišejnících rodu *Peltigera* (Huhtinen et Santesson 1997). Velmi zajímavým a podstatným parazitem čeledi je *Lachnelulla willkommii*, významný patogen rodu *Larix*, způsobující rakovinu modřínů a jejich následný úhyn napříč Evropou (Yde-Andersen 1978, Yde-Andersen 1979).

Další výjimku tvoří endofytické druhy, které se v čeledi vyskytují. Ve své studii o houbách asociovaných s kořenovými vlásky druhu *Rhododendron lochiaie* (Ericaceae) v tropickém mlžném lese v Austrálii izolovali Bougoure et Cairney (2005) dva endofyty, které pomocí molekulárních dat zařadili do čeledi Hyaloscyphaceae, nicméně je blíže neidentifikovali. Podobně pak Kernaghan et Patriquin (2011) při izolaci endofytů z kořenů stromů *Betula papyrifera*, *Abies balsamea* a *Picea glauca* v boreálním lese ve východní Kanadě izolovali 4 druhy, které zařadili na základě molekulárních dat do čeledi Hyaloscyphaceae, přesně se je určit nepodařilo, ale všechny 4 byly fylogeneticky blízké druhu *Hyphodiscus hymeniophylus*.

7 Přehled rodů hub řazených do čeledi Hyaloscyphaceae

V následující tabulce (Tab. 1) shrnuji všechny rody hub řazené do čeledi Hyaloscyphaceae podle Lumbsch et Huhndorf (2007), Kirk et al. (2008) a Lumbsch et Huhndorf (2009) a doplňuji je důležitými nebo výraznými rozlišovacími znaky a ekologií ve smyslu substrátu, na kterém se druhy daného rodu běžně vyskytují.

V případě velkého rodu (tedy rodu, který obsahuje více jak 10 druhů různě vyskytujících se v různých ekologických podmínkách, na různých stanovištích a substrátech, nebo s různými důležitými rozlišovacími znaky) jsem se snažila vystihnout ty nejběžnější a nejvýznamnější diagnostické znaky podle dostupné literatury a ty jsou následně uvedeny ve sloupci **Diagnostické a charakteristické znaky**.

Ve sloupci **Literatura** je zaznamenána taková literatura, ve které se uvádí k danému rodu co nejvíce charakteristických znaků nebo kde byly takové znaky nejpodrobněji popsány, a proto mi byly dobrým zdrojem při sestavování tohoto přehledu. Ne vždy se tedy jedná o originální publikace, ve kterých byly rody popsány poprvé. Rody, ke kterým jsem nesehnala originální publikaci ani literaturu, ze které bych vyčetla charakteristiku vhodnou pro diagnostiku celého rodu, jsem v tabulce označila pomlčkou (–).

Ve sloupci **Druhy** je uveden počet platných druhů daného rodu podle Kirk et al. (2008).

Rod	Druhy	Diagnostické a charakteristické znaky	Literatura
<i>Albotricha</i> Raitv.	19	dimorfismus chlupů: primární chlupy jsou bradavičnaté, sekundární chlupy prorůstají z vršků primárních a jsou hladké	(Raitviir 1970, Raitviir 1973, Svrček 1987c)
<i>Amicodisca</i> Svrček	5	žlutozelené špičaté chlupy a světlé apothecium	(Svrček 1987b, Svrček 1987c, Raitviir 2001)
<i>Antinoa</i> Velen.	5	úzká a dlouhá stopka apothecia	(Velenovský 1934, Lizoň 1992)
? <i>Arachnopeziza</i> Fuckel	15	špičaté štětinaté chlupy, askospory podlouhlé s olejovými kapkami, stejně tak parafýzy obsahují olejové kapky	(Korf 1950, Svrček 1988b, Yu et Zhuang 2002, Wang 2009)
<i>Asperopilum</i> Spooner	1	apothecia vyrůstají na mrtvých lodyhách rodu <i>Juncus</i>	(Spooner 1987)
<i>Austropezia</i> Spooner	1	nalezeno pouze na Novém Zélandu	(Spooner 1987)
<i>Belonidium</i> Mont. & Dur.	64	úzké a dlouhé askospory s několika přehrádkami	(Dennis 1962, Svrček 1988a, Svrček 1989a, Leenurm et Raitviir 2000)
<i>Betulina</i> Velen.	2	čistě bílá stopkatá apothecia s velmi dlouhými chlupy: běžně kolem 1 mm	(Velenovský 1947, Graddon 1974)
<i>Brunnipila</i> Baral	1	–	–
<i>Bryoglossum</i> Redhead	2	výrazně žlutá apothecia na bílé stopce, výskyt je omezený na Alpy a arktickou tundru, kde parazituje na oddělení Bryophyta	(Redhead 1977, Gulden et al. 1985)
<i>Calycellina</i> Höhn.	43	chlupy i parafýzy obsahují žlutavý pigment (MLZ+), buňky u báze chlupů jsou tmavě hnědé až černé, anamorfa <i>Chalara</i> -like	(Lowen et Dumont 1984, Baral 1989, Svrček 1989b, Svrček 1993, Raitviir 2004)
<i>Calycina</i> Nees ex Gray	45	anamorfa <i>Acleistia</i>	(Raitviir 2004)
<i>Calypselopsis</i> Svrček	1	světlá perforovaná apothecia s dlouhou stopkou, chlupy i parafýzy obsahují hnědě pigmentované granule	(Svrček 1986b)
<i>Capitotricha</i> (Raitv.) Baral	3	apothecium v odstínech žluté či oranžové a chlupy bílé a hrbolkaté nebo s krystalky na vrcholu	(Baral et Krieglsteiner 1985, Suková 2005)
<i>Chimaeroscypha</i> Raitv.	1	větvené septované chlupy s hyalinními výstupky na vrcholových buňkách	(Raitviir 2004)
<i>Chrysothallus</i> Velen.	8	apothecia bílá nebo žlutá, spory kulovité, jednobuněčné s lipidovými krůpějkami	(Velenovský 1934, Galán et Raitviir 1994)
<i>Ciliolarina</i> Svrček	6	krátké chlupy s granulkami na vrcholu, anamorfa <i>Septonema</i> -like, apothecia vyrůstají jediné na mrtvém dřevě jehličnanů	(Svrček 1977c, Svrček 1987c, Huhtinen 1993b, Raitviir 2004)
? <i>Ciliosculum</i> Kirschst.	1	chlupy jsou jasně zbarvené, dlouhé, špičaté a ornamentované	(Kirschstein 1941)
<i>Cistella</i> Quél.	38	chlupy hladké v bazální části, ostnité na vrcholu, anamorfa <i>Phialophora</i> -like	(Raitviir 1970, Raitviir 1978, Svrček 1992b)
<i>Cistellina</i> Raitv.	4	substrátem jsou typicky mrtvé listy čeledi Pandanaceae	(Whitton et al. 2012)

Rod	Druhy	Diagnostické a charakteristické znaky	Literatura
<i>Clavdisculum</i> Kirschst.	23	apothecia čistě bílá, stopkatá, chlupy krátké, na vrcholu kyjovité a zrnitě inkrustované, parafýzy jsou kopinaté a mírně převyšují vřečka, apothecia vyrůstají pouze na dřevě jehličnanů	(Kirschstein 1938, Svrček 1987a)
<i>Dasyscyphella</i> Tranzschel	23	septované bradavičnaté chlupy s hladkými vrcholovými buňkami a krystalovými strukturami na povrchu	(Galán et Raitviir 1994, Raitviir 2002)
<i>Dematioscypha</i> Svrček	3	ložiska pryskyřičných exudátů na chlupcích, anamorfa <i>Haplographium</i> , apothecia vyrůstají na mrtvém dřevě v opadu	(Svrček 1977c, Raitviir 2001, Raitviir 2004)
? <i>Didonia</i> Velen.	5	apothecia bílá nebo ve světlých odstínech žluté či oranžové, báze apothecia hnědá nebo černá: tvoří ji dlouhé, přehrádkované, tmavě zbarvené, tlustostěnné hyfy	(Velenovský 1934, Svrček 1992c)
<i>Dimorphotricha</i> Spooner	1	nalezena zatím pouze v Austrálii	(Spooner 1987)
<i>Echinula</i> Graddon	1	substrátem jsou mrtvé listy případně větvíčky ostružiníku <i>Rubus fruticosus</i>	(Graddon 1977)
<i>Eriopezia</i> (Sacc.) Rehm	30	tmavě hnědé až černé excipulum	(Korf 1978)
<i>Fuscolachnum</i> J.H. Haines	7	apothecia vyrůstají na listech rostlin	(Haines 1989)
<i>Fuscoscypha</i> Svrček	1	–	–
<i>Gemmina</i> Raitv.	1	septované chlupy z 2-3 buněk, hrubě bradavičnatá vrchní buňka chlupů, ektální excipulum je tvořené texturou intricata s želatinózními stěnami buněk	(Raitviir 2004)
<i>Graddonidiscus</i> Raitv. & R. Galán	3	ježaté krystalové struktury na vrcholech chlupů	(Galán et Raitviir 1992, Galán et Raitviir 1994)
<i>Hamatocanthoscypha</i> Svrček	13	zakroucené, zatočené nebo ohnuté chlupy, na bázi s 1-3 přehrádkami, apothecia vyrůstají na mrtvém dřevě v opadu	(Svrček 1977a, Svrček 1983, Huhtinen 1990, Raitviir 2004)
<i>Hegermila</i> Raitv.	4	ektální excipulum tvoří textura angularis a textura globulosa dohromady, chlupy tenké, multiseptické a inkrustované	(Raitviir et Järv 1995)
<i>Hyalacrotis</i> (Korf & Kohn) Raitv.	2	větvené nebo jednoduché chlupy s háčkovitým appendixem na vrcholu, apothecia vyrůstají na mrtvých zbytcích rostlinných těl	(Raitviir 2004)
<i>Hyalopeziza</i> Fuckel	20	silné skelné stěny chlupů a úzký lumen uvnitř chlupů, anamorfa <i>Phialophora</i> -like	(Raschle 1977, Raitviir 2004, Gamundí et Giaiotti 2011)
<i>Hyaloscypha</i> Boud.	38	chlupy na bázi nebo střední části více či méně rozšířené, chlupy v bazální části většinou septované, oválné a hladké askospory, anamorfy: <i>Clathrosphaerina</i> , <i>Pseudaegerita</i> , <i>Cheiromycella</i>	(Boudier 1885, Svrček 1978b, Svrček 1982, Svrček 1985, Huhtinen 1990, Wang et al. 2006)
<i>Hydrocina</i> Scheuer	1	subsesilní apothecia, zúžená báze apothecia je pokryta slizovitým obalem z plektenchymu, anamorfa <i>Tricladium</i>	(Scheuer et al. 1991)

Rod	Druhy	Diagnostické a charakteristické znaky	Literatura
<i>Hyphodiscus</i> Kirschst.	12	želatinózní excipulum, chlupy krátké a vrcholy hrubě bradavičnaté, hákování vřecek, anamorfa <i>Catenulifera</i> , apothecia vyrůstají na starých plodnicích řádu Aphyllophorales případně na mrtvém dřevě v lesním opadu	(Kirchstein 1906, Hosoya 2002, Raitviir 2004, Hosoya et al. 2011)
<i>Incrucipulum</i> Baral	4	–	–
<i>Incrupila</i> Raitv.	10	chlupy pokryté celistvou vrstvou krystalové hmoty, apothecia vyrůstají na mrtvých tělech bylin	(Arendholz et Raitviir 1988, Raitviir 2004)
<i>Lachnellula</i> P. Karst.	40	apothecia trochu větších rozměrů: běžně kolem 2-5mm, apothecia vyrůstají na jehličnatém dřevě především rodu <i>Larix</i> , vyskytují se zde i parazité rodu <i>Larix</i> , anamorfa <i>Naemospora</i>	(Karsten 1884, Baral 1984)
<i>Lasiobelonium</i> Ellis & Everh.	20	výrazně bradavičnaté chlupy, septované askospory s 1-4 přehrádkami a parafýzy s jednou přehrádkou v horní části	(Raitviir 1980, Spooner 1987, Huhtinen 1993a)
<i>Microscypha</i> Syd. & P. Syd.	4	stopkatá apothecia a velmi krátké, septované chlupy, substrátem jsou mrtvé listy a větve listnatých stromů	(Svrček 1967, Svrček 1976, Cantrell et Hanlin 1997, Hosoya et Otani 1997a)
<i>Mollisia</i> Höhn. ex Weese	11	výrazné prstovité výstupky na vrcholech chlupů, apothecia vyrůstají z mrtvých bylinných těl	(Dennis 1950, Arendholz 1979, Arendholz et Sharma 1984)
<i>Neodasyscypha</i> Suková & Spooner	2	–	–
<i>Olla</i> Velen.	12	péřité okraje apothecia, chlupy mají široce zakulacené špičky a tvoří je 1-3 buňky	(Velenovský 1934, Baral 1993, Raitviir 2004)
<i>Otwaya</i> G. Beaton	1	apothecia vyrůstají na mrtvých částech rodu <i>Nothofagus</i>	(Beaton et Weste 1978)
<i>Parachnopeziza</i> Korf	8	–	–
<i>Perrotia</i> Boud.	19	chlupy jsou pigmentované (žluté, oranžové, červené až fialové), přehrádkované a na povrchu bradavičnaté, parafýzy jsou přehrádkované, velmi střídmě bradavičnaté a na vrcholu silnější	(Boudier 1901, Svrček 1976, Spooner 1987, Cantrell et Hanlin 1997, Delivorias et al. 2011)
<i>Phaeoscypha</i> Spooner	1	zahnuté chlupy, askospory s jednou přehrádkou, anamorfa <i>Chalara</i> -like	(Raitviir 2004)
<i>Pithyella</i> Boud.	8	stopkatá apothecia, spory kulovité, apothecia vyrůstají na mrtvých mechorostech nebo dřevě jehličnanů	(Boudier 1885, Korf et Zhuang 1987, Galán et Raitviir 1994)
<i>Polaroscyphus</i> Huhtinen	1	4-sporová vřečka, askospory septované a rozpadající se na jednotlivé buňky, apothecia vyrůstají na mrtvých listech v opadu	(Huhtinen 1987d)
<i>Polydesmia</i> Boud.	7	chlupy pokroucené a různě větvené a celé hladké, anamorfa <i>Brefeldochium</i>	(Svrček 1967, Raitviir et Galan 1995, Huhtinen et Santesson 1997)

Rod	Druhy	Diagnostické a charakteristické znaky	Literatura
<i>Proliferodiscus</i> J.H. Haines & Dumont	7	proliferující apothecia, tmavě fialová reakce s 3% KOH, různě pokroucené a větvené chlupy s hrubými velkými výrůstky, apothecia vyrůstají na mrtvém jehličnatém dřevě	(Haines et Dumont 1983)
<i>Proprioscypha</i> Spooner	1	apothecia vyrůstají na mrtvých listech rodu <i>Eucalyptus</i>	(Spooner 1987, Warcup 1990)
? <i>Protounguicularia</i> Raitv. & Galán	5	hladké hyalinní chlupy, vrcholky chlupů jsou tlustostěnné skelné a při kontaktu s CR tyto vrcholy výrazně rudnou	(Huhtinen 1987a, Huhtinen 1987c, Huhtinen et al. 2008)
<i>Psilachnum</i> Höhn.	27	hladké, rovné chlupy, parařízky převyšují vrůstky, apothecia vyrůstají na mrtvých částech bylinných těl	(Raitviir 1970, Svrček 1977b, Sharma 1988, Svrček 1992a)
<i>Psilocistella</i> Svrček	10	septované chlupy, obsah vrchních buněk chlupů je bílý, askospory obsahují nápadné lipidové krůpěje	(Svrček 1977c, Svrček 1983, Huhtinen 1990, Svrček 1992a, Raitviir 2004)
<i>Pubigera</i> Baral, Gminder & Svrček	1	–	–
<i>Remleria</i> Raitv.	1	dvě vrstvy ektálního excipula, 1-3-septované askospory, chlupy obsahují žlutý pigment: MLZ+	(Raitviir 2004)
<i>Rodwayella</i> Spooner	4	–	–
<i>Roseodiscus</i> H. O. Baral	3	růžová apothecia se světle růžovou nebo bílou stopkou, hákování vrůstek, parazitický rod na oddělení Bryophyta nebo rodu <i>Equisetum</i>	(Baral et Krieglsteiner 2006, Zheng et Zhuang 2013)
<i>Tapesina</i> Lambotte	1	anamorfa <i>Chalara</i> -like	(Svrček 1987a, Baral 2002)
<i>Unguicularia</i> Höhn.	7	dextrinoidní excipulum a amyloidní chlupy, které jsou výrazně lámavé	(Raschle 1977, Korf et Kohn 1980, Svrček 1988b, Svrček 1989b)
<i>Unguiculariella</i> K.S. Thind & R. Sharma	1	krátké, tuhé a lámavé chlupy, malý bazální lumen v chlupu, apothecia vyrůstají na mrtvých listech v opadu	(Thind et Sharma 1990)
<i>Unguiculella</i> Höhn.	17	stěny excipula zrudnou při kontaktu s CR, chlupy tlustostěnné a úzký lumen, apothecia vyrůstají na mrtvém bylinném materiálu	(Svrček 1949, Dennis 1955, Svrček 1978b)
<i>Urceolella</i> Boud.	23	excipulum rudne při kontaktu s CR, tlustostěnné skelné chlupy a úzký lumen chlupu	(Grelet 1953, Svrček 1967, Raitviir et Huhtinen 1997, Chlebicki et Raitviir 2003)
<i>Velutaria</i> Fuckel	1	–	–
<i>Venturiocistella</i> Raitv.	7	dimorfismus chlupů- světlé tenkostěnné bradavičnaté primární chlupy a tmavé sekundární chlupy	(Baral 1993, Hosoya et Harada 1999)

Tab. 1. Přehledová tabulka rodů hub řazených do čeledi Hyaloscyphaceae (Lumbsch et Huhndorf 2007, Kirk et al. 2008, Lumbsch et Huhndorf 2009)

? značí, že postavení taxonu je nejisté, jak uvádí Lumbsch et Huhndorf (2009)

MLZ+ značí, že daná struktura je barvitelná v MLZ

8 Závěr

K vypracování této literární rešerše o čeledi Hyaloscyphaceae jsem použila a zpracovala 159 prací. Z tohoto počtu je 73 studií komplexních a přímo zaměřených na čeleď Hyaloscyphaceae, dalších 35 prací se zabývá souhrnně oddělením Ascomycota případně jejími apotheciálními skupinami, tedy i čeledí Hyaloscyphaceae. Mnoho studií je staršího data a jsou tím pádem založené pouze na morfologii čeledi a tedy podávají trochu odlišné výsledky než recentní práce založené na moderních molekulárních metodách. Poznání fylogeneze čeledi Hyaloscyphaceae prozatím není úplné, současné pojetí čeledi rozhodně není definitivní a nové poznatky stále prohlubují naše vědění.

Tuto bakalářskou práci jsem vypracovala jako základ pro svou navazující diplomovou práci, ve které bych se ráda nadále věnovala čeledi Hyaloscyphaceae. Svou diplomovou práci chci vypracovat jako fylogenetickou studii v rámci čeledi Hyaloscyphaceae za použití kombinace morfologických znaků a molekulárních dat; svou studii zaměřím především na rody *Hamatocanthoscypha* a *Antinoa*. Na tuto práci již sbírám materiál z území střední Evropy; v současné době má kolekce obsahuje 70 položek z 13 různých lokalit v České republice, 3 lokalit z Polska a 2 z Německa.

9 Přehled použité literatury

- Abeln E.C., de Pagter M.A., Verkley G.J. (2000). Phylogeny of *Pezicula*, *Dermea* and *Neofabraea* inferred from partial sequences of the nuclear ribosomal RNA gene cluster. *Mycologia* **92**: 685-693.
- Arendholz W. (1979). Morphologisch-taxonomische Untersuchungen an blattbewohnenden Ascomyceten aus der Ordnung der Helotiales.
- Arendholz W., Raitviir A. (1988). A new species of Hyaloscyphaceae on needles of *Picea* (Pinaceae). *Mycotaxon* **32**: 353-364.
- Arendholz W., Sharma R. (1984). Observations on some eastern Himalayan Helotiales. *Mycotaxon* **20**: 633.
- Baral H.-O., Krieglsteiner G.J. (1985). Bausteine zu einer Askomyzeten: Flora der BR Deutschland: In Süddeutschland gefundene Inoperculate Discomyzeten mit taxonomischen, ökologischen und chorologischen Hinweisen. *Beih. Zeitschr. f. Mykol* **6**: 1-160.
- Baral H. (1984). Taxonomische und ökologische Studien über die Koniferen bewohnenden europäischen Arten der Gattung *Lachnellula* Karsten. *Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas* **1**: 143-156.

- Baral H. (1987a). Der Apikalapparat der Helotiales. Eine lichtmikroskopische Studie über Arten mit Arnyloidring. ZEITSCHRIFT FUR MYKOLOGIE **53**: 119-136.
- Baral H. (1987b). Lugol's solution versus Melzer's reagent: hemiamyloidity, a universal feature of the ascus wall. Mycotaxon **29**: 399-450.
- Baral H. (1989). Die *Calycellina*-Arten mit 4sporigen Asci. Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas **5**: 209-236.
- Baral H. (1992). Vital versus herbarium taxonomy: morphological differences between living and dead cells of ascomycetes, and their taxonomic implications. Mycotaxon **44**: 333-390.
- Baral H. (1993). Beiträge zur Taxonomie der Discomyceten III. ZEITSCHRIFT FUR MYKOLOGIE **59**: 3-22.
- Baral H. (2002). *Tapesina griseovitellina*, ein selten berichteter Discomyzet, und seine Nebenfruchtform *Chalara rubi*. ZEITSCHRIFT FUR MYKOLOGIE **68**: 117-134.
- Baral H., De Sloover J.R., Huhtinen S., Laukka T., Stenroos S. (2009). An emendation of the genus *Hyaloscypha* to include *Fuscoscypha* (Hyaloscyphaceae, Helotiales, Ascomycotina). Karstenia **49**: 1-17.
- Baral H., Krieglsteiner L. (2006). *Hymenoscyphus subcarneus*, a little known bryicolous discomycete found in the Białowieża National Park. Acta Mycologica **41**: 11-20.
- Barron G.L. (1999). Mushrooms of Ontario and eastern Canada, Lone Pine Pub.
- Beaton G., Weste G. (1978). Four inoperculate discomycetes from Victoria, Australia. Transactions of the British Mycological Society **71**: 215-221.
- Bessey E.A. (1950). Morphology and taxonomy of fungi. London and Philadelphia, Constable & Company and The Blakiston Company.
- Boberg J.B., Ihrmark K., Lindahl B.D. (2011). Decomposing capacity of fungi commonly detected in *Pinus sylvestris* needle litter. Fungal ecology **4**: 110-114.
- Boudier E. (1885). Nouvelle classification naturelle des Discomycetes charnus connus generalement sous le nom de Pezizes. Bulletin de la Société Mycologique de France **1**: 91-120.
- Boudier E. (1901). Note sur le genre *Perrotia*, nouveau genre de Discomycètes operculés. Bulletin de la Société Mycologique de France **17**: 23-25.
- Bougoure D.S., Cairney J.W.G. (2005). Fungi associated with hair roots of *Rhododendron lochiaie* (Ericaceae) in an Australian tropical cloud forest revealed by culturing and culture-independent molecular methods. Environmental Microbiology **7**: 1743-1754.
- Breitenbach J., Kränzlin F. (1984). Pilze der Schweiz Band 1 Ascomyceten. Verlag Mycologia.

- Cantrell S.A., Hanlin R.T. (1997). Phylogenetic relationships in the family Hyaloscyphaceae inferred from sequences of ITS regions, 5.8S ribosomal DNA and morphological characters. *Mycologia* **89**: 745-755.
- Delivorias P., Triantafyllou M., Gonou-Zagou Z. (2011). Red as a flame and lovely as a flower: *Perrotia flammea* from Greece. *Mycologia* **8**: 125-128.
- Dennis R. (1949). A revision of the British Hyaloscyphaceae, with notes on related European species. *Mycological Papers* **32**: 1-59.
- Dennis R. (1950). Karsten's species of *Mollisia*. *Kew Bulletin* **5**: 171-187.
- Dennis R. (1955). An overlooked species of *Unguiculella*. *Kew Bulletin* **10**: 136-136.
- Dennis R. (1962). A reassessment of *Belonidium* Mont. & Dur. *Persoonia* **2**: 171-191.
- Dennis R. (1975). New or interesting British microfungi, III. *Kew Bulletin* **30**: 345-365.
- Dennis R. (1978). *British Ascomycetes*, J. Cramer.
- Ellis M.B., Ellis J.P. (1985). *Microfungi on land plants. An identification handbook*, Croom Helm Ltd.
- Galán R., Raitviir A. (1992). Notes on Spanish leaf-inhabiting Hyaloscyphaceae. *Mycotaxon* **44**: 31-44.
- Galán R., Raitviir A. (1994). Some new or interesting species of the Hyaloscyphaceae from Spain. *Nova Hedwigia* **58**: 453-473.
- Galán R., Raitviir A. (1999). *Psilachnum opuntiae* sp. nov. (Hyaloscyphaceae) growing on *Opuntia cladodes* from Mexico. *Mycotaxon* **72**: 163-169.
- Gamundí I.J., Giaioti A.L. (2011). Nota sobre discomycetes andino-patagónicos II. Novedades taxonómicas. *Darwiniana, nueva serie* **35**: 49-60.
- Graddon W. (1974). Some new discomycete species. *Transactions of the British Mycological Society* **63**: 475-485.
- Graddon W. (1977). Some new discomycete species: 4. *Transactions of the British Mycological Society* **69**: 255-273.
- Grelet L. (1953). Les Discomycètes de France 23. *Urceolella*, *Trichopeziza*, *Pyrenopeziza*. *Rev. myc* **18**: 24-48.
- Gulden G., Jenssen K.M., Stordal J. (1985). *Arctic and Alpine fungi*, Lubrecht & Cramer Ltd.

- Haines J., McKnight K. (1977). Notes on two American Hyaloscyphaceae on aspen. *Mycotaxon* **5**: 423-431.
- Haines J.H. (1974). Notes on the genus *Trichopezizella* with descriptions of new taxa. *Mycologia* **66**: 213-241.
- Haines J.H. (1980). Studies in the Hyaloscyphaceae I. Some species of *Dasyscyphus* on tropical ferns. *Mycotaxon* **11**: 189-216.
- Haines J.H. (1989). Studies in the Hyaloscyphaceae IV: The new genus for *Dasyscyphus pteridis*. *Mem New York Bot Gard* **49**: 315-325.
- Haines J.H., Dumont K.P. (1983). Studies in the Hyaloscyphaceae II: *Proliferodiscus*, a New Genus of Arachnopezizoideae. *Mycologia* **75**: 535-543.
- Haines J.H., Dumont K.P. (1984). Studies in the Hyaloscyphaceae III. The long-spored, lignicolous species of *Lachnum*. *Mycotaxon* **19**: 1-39.
- Han J.-G., Hosoya T., Sung G.-H., Shin H.-D. (2013). Phylogenetic reassessment of Hyaloscyphaceae sensu lato (Helotiales, Leotiomyces) based on multigene analyses. *Fungal Biology* **30**: 1-18.
- Han J.-G., Park M.-J., Shin H.-D. (2009). *Psilachnum staphyleae*, a new member of foliicolous Hyaloscyphaceae from Korea. *Mycotaxon* **110**: 219-224.
- Helfer W. (1991). Pilze auf Pilzfruchtkörpern: Untersuchungen zur Ökologie, Systematik und Chemie, Libri Bot.
- Hosoya T. (1998). Floristic and Taxonomic Study of the Family Hyaloscyphaceae in Japan, University of Tsukuba, September.
- Hosoya T. (2002). Hyaloscyphaceae in Japan (6)**: the genus *Hyphodiscus* in Japan and its anamorph *Catenulifera* gen. nov. *Mycoscience* **43**: 47-57.
- Hosoya T. (2009). Enumeration of remarkable Japanese discomycetes (3): First records of three inoperculate helotialean discomycetes in Japan. *Ann. Mycol* **35**: 113-121.
- Hosoya T., Han J.-G., Sung G.-H., Hirayama Y., Tanaka K., Hosaka K., Tanaka I., Shin H.-D. (2011). Molecular phylogenetic assessment of the genus *Hyphodiscus* with description of *Hyphodiscus hyaloscyphoides* sp. nov. *Mycological Progress* **10**: 239-248.
- Hosoya T., Harada Y. (1999). Hyaloscyphaceae in Japan (3) *Venturiocistella japonica* sp. nov. *Mycoscience* **40**: 401-404.
- Hosoya T., Otani Y. (1997a). Hyaloscyphaceae in Japan (1): Non-glassy-haired members of the tribe Hyaloscyphaeae. *Mycoscience* **38**: 171-186.

- Hosoya T., Otani Y. (1997b). Hyaloscyphaceae in Japan (2)*: Glassy-haired members of the tribe Hyaloscypheae. *Mycoscience* **38**: 187-205.
- Hosoya T., Sasagawa R., Hosaka K., Gi-Ho S., Hirayama Y., Yamaguchi K., Toyama K., Kakishima M. (2010). Molecular phylogenetic studies of *Lachnum* and its allies based on the Japanese material. *Mycoscience* **51**: 170-181.
- Huhtinen S. (1987a). Taxonomic studies in the genera *Protounguicularia*, *Arachnopeziza* and *Dematioscypha*. *Mycotaxon* **30**: 9-28.
- Huhtinen S. (1987c). The genus *Protounguicularia* in Europe. *Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas* **3**: 457-463.
- Huhtinen S. (1987d). New Svalbard Fungi. *Arctic and alpine mycology II*, Springer: 123-151.
- Huhtinen S. (1990). A monograph of *Hyaloscypha* and allied genera, Suomen sieniseura Helsinki.
- Huhtinen S. (1993a). Some hyaloscyphaceous fungi from tundra and taiga. *Sydowia* **45**: 188-198.
- Huhtinen S. (1993b). New Or Less Known Hyaloscyphaceous Fungi from the Canadian Timberline. *Biblioth. Mycol.* **150**: 93.
- Huhtinen S. (2001). Redisposition of some taxa of *Pseudolachnea*, with some other transfers.
- Huhtinen S., Hawksworth D.L., Ihlen P.G. (2008). Observations on two glassy-haired lichenicolous discomycetes. *The Lichenologist* **40**: 549-557.
- Huhtinen S., Santesson R. (1997). A new lichenicolous species of *Polydesmia* (Leotiales: Hyaloscyphaceae). *The Lichenologist* **29**: 205-208.
- Chlebicki A., Raitviir A. (2003). Some new records and species of dry adicolous fungi from Greenland and Northern Asia. *Mycotaxon* **86**: 215-226.
- Karsten P. (1884). *Symbolae ad mycologiam Fennicam: pars XIII. Meddelse Societatis pro Flora et Fauna Fennica* **11**: 138.
- Kernaghan G., Patriquin G. (2011). Host associations between fungal root endophytes and boreal trees. *Microbial ecology* **62**: 460-473.
- Kimbrough J.W. (1970). Current trends in the classification of Discomycetes. *The Botanical Review* **36**: 91-161.
- Kirchstein W. (1906). Neue märkische Ascomyceten. *Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg* **48**: 39-61.
- Kirk P., Cannon P., Minter D., Stalpers J. (2008). *Dictionary of the fungi*. 10th edn CAB International. Wallingford, UK.

- Kirschstein W. (1938). Ascomycetes. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. **8**: 305-448.
- Kirschstein W. (1941). De plerisque novis ascomycetibus et paucis novis fungis imperfectis, Heinrich.
- Kohn L. (1979). A monographic revision of the genus *Sclerotinia*. Mycotaxon **9**: 365-444.
- Kohn L., Korf R. (1975). Variation in ascomycete iodine reactions: KOH pretreatment explored. Mycotaxon **3**: 165-172.
- Korf R.P. (1950). A monograph of the Arachnopezizeae, Cornell University.
- Korf R.P. (1951). A monograph of the Arachnopezizeae. Lloydia **14**: 129-180.
- Korf R.P. (1959). Japanese Discomycete Notes IX-XVI. Bulletin of the National Science Museum **4**: 389-400.
- Korf R.P. (1978). Revisionary studies in the Arachnopezizoideae: a monograph of the Polydesmieae. Mycotaxon **7**: 457-492.
- Korf R.P., Kohn L. (1980). Revisionary studies in the Hyaloscyphaceae. 1. On genera with glassy hairs. Mycotaxon **10**: 503-512.
- Korf R.P., Zhuang W.-Y. (1984). The ellipsoid-spored species of *Pulvinula* (Pezizales). Mycotaxon **20**: 607-616.
- Korf R.P., Zhuang W.-Y. (1985). Some new species and new records of discomycetes in China. Mycotaxon **22**: 483-514.
- Korf R.P., Zhuang W.-Y. (1987). On the genus *Pithyella* and its later synonym, *Helotiopsis* (Leotiaceae). Mycotaxon **29**.
- Leenurm K., Raitviir A. (2000). The ultrastructure of *Belonidium aeruginosum* Mont. & Durieu (Hyaloscyphaceae, Helotiales). Folia Cryptogamica Estonica **36**: 57-63.
- Leenurm K., Raitviir A., Raid R. (2000). Studies on the ultrastructure of *Lachnum* and related genera (Hyaloscyphaceae, Helotiales, Ascomycetes). Sydowia **52**: 30-45.
- Lizoň P. (1992). The genus *Hymenoscyphus* (Helotiales) in Slovakia, Czechoslovakia. Mycotaxon **45**: 1-59.
- Lowen R., Dumont K.P. (1984). Taxonomy and nomenclature in the genus *Calycellina* (Hyaloscyphaceae). Mycologia **76**: 1003-1023.
- Lumbsch H.T., Huhndorf S.M. (2007). Outline of Ascomycota. . Myconet **14**
- Lumbsch H.T., Huhndorf S.M. (2009). Outline of Ascomycota. Myconet **14**.

- Morozova I.I. (2014). New records of discomycetous fungi from Ukraine. *Turkish Journal of Botany* **38**: 398-405.
- Nannfeldt J.A. (1932). Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten.
- Nannfeldt J.A. (1976). Iodine reactions in ascus plugs and their taxonomic significance. *Transactions of the British Mycological Society* **67**: 283-287.
- Ono Y., Hosoya T. (2001). Hyaloscyphaceae in Japan (5): Some *Lachnum*-like members. *Mycoscience* **42**: 611-622.
- Raitviir A. (1970). Synopsis of the Hyaloscyphaceae. *Scripta Mycol.* **1**: 1-115.
- Raitviir A. (1973). Some new species of *Albotricha*. *Folia Crypt. Eston* **2**: 13-16.
- Raitviir A. (1978). Systematics of *Cistella* and closely related taxa. *Scripta Mycol* **8**: 147-159.
- Raitviir A. (1980). The genus *Lasiobelonium*; Ecology and distribution of fungi: Agaricales, Helotiales, Erysiphales, Gasteromycetes. *Skripta Mycol.* **9**: 99-132.
- Raitviir A. (1986). The problem of genus in discomycetes. *Skripta Mycol.* **15**: 149-158.
- Raitviir A. (2001). Taxonomic notes on *Dematioscypha* and *Amicodisca*. *Czech Mycol* **52**: 289-294.
- Raitviir A. (2002). A revision of the genus *Dasyscyphella* (Hyaloscyphaceae, Helotiales). *Polish Botanical Journal* **47**: 227-244.
- Raitviir A. (2004). Revised synopsis of the Hyaloscyphaceae, Estonian Agricultural University, Institute of Zoology and Botany.
- Raitviir A., Blank P. (1988). Zwei neue Hyaloscyphaceae an *Schoenoplectus lacustris*. *Mycologia Helvetica* **3**: 143-148.
- Raitviir A., Galan R. (1995). The genus of *Polydesmia* in Spain. *Mycotaxon* **53**: 447-454.
- Raitviir A., Huhtinen S. (1997). Glassy-haired Hyaloscyphaceae: new taxa and new synonymies. *Mycotaxon* **62**: 445-460.
- Raitviir A., Järv H. (1995). Studies in the Trichopezizelloideae (Hyaloscyphaceae, Discomycetes). 1. The genus *Hegermilla* Raitv. gen. nov. *Eesti Teaduste Akadeemia Toimetised, Bioloogia* **44**: 23-31.
- Raitviir A., Spooner B. (1994). Cyttariales, Lahmiales, Leotiales, Medeolariales, Ostropales, Patellariales, Rhytismatales, and Triblidiales, Springer.

- Raschle P. (1977). Taxonomische Untersuchungen an Ascomyceten aus der Familie der Hyaloscyphaceae Nannfeldt. *Sydowia* **29**: 170-236.
- Rayner A.D., Boddy L. (1988). Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology, John Wiley & Sons Ltd.
- Redhead J. (1977). Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: species of the Endogonaceae and their distribution. *Transactions of the British Mycological Society* **69**: 275-280.
- Seifert K.A., Morgan-Jones G., Gams W., Kendrick B. (2011). The genera of Hyphomycetes, CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre Utrecht.
- Sharma M. (1988). A new species of *Psilachnum* Höhn, from India. *Nova Hedwigia* **46**: 369-372.
- Scheuer C., Webster J., Om-Kalthoum K.S. (1991). *Hydrocina chaetocladia* gen. et sp. nov., the teleomorph of *Tricladium chaetocladium*. *Nova Hedwigia* **52**: 65-72.
- Snell W.H., Dick E.A. (1957). A glossary of mycology.
- Spooner B. (1987). Helotiales of Australasia: Geoglossaceae, Orbilaceae, Sclerotinaceae, Hyaloscyphaceae. *Biblioth. Mycol.* **116**: 1-711.
- Starbäck K. (1895). Discomyceten-Studien. **3**: 1-42.
- Suková M. (2005). A revision of selected material of lignicolous species of *Brunnipila*, *Capitotricha*, *Dasyscyphella* and *Neodasyscypha* from the Czech Republic. *Czech Mycology* **57**: 139.
- Sutton B.C. (1980). The Coelomycetes. Fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata, Commonwealth Mycological Institute.
- Sutton B.C., Hennebert G.L. (1994). Interconnections amongst anamorphs and their possible contribution to ascomycete systematics. *Ascomycete Systematics: problems and perspectives in the nineties*. New York, Springer: 77-100.
- Svrček M. (1949). *Unguiculella falcipila* v. H., diskomycet s háčkovitými chlupy. *Ceska mykologie* **3**: 42-45.
- Svrček M. (1959). Neue Ascomyzeten für die Tschechoslowakei. *Ceska mykologie* **13**: 124-125.
- Svrček M. (1967). Species novae Discomycetum (Helotiales) e montibus Belanské Tatry, Slovakiae. *Ceska mykologie* **21**: 146-150.
- Svrček M. (1976). New or less known Discomycetes. III. *Ceska mykologie* **30**: 8-16.
- Svrček M. (1977a). New or less known Discomycetes. IV. *Ceska mykologie* **31**: 8-14.
- Svrček M. (1977b). New or less known Discomycetes. V. *Ceska mykologie* **31**: 132-138.

- Svrček M. (1977c). New or less known Discomycetes. VI. Ceska mykologie **31**: 193-200.
- Svrček M. (1978b). New or less known Discomycetes. IX. Ceska mykologie **32**: 202-204.
- Svrček M. (1982). New or less known Discomycetes. XI. Ceska mykologie **36**: 146-153.
- Svrček M. (1983). New or less known Discomycetes. XII. Ceska mykologie **37**: 65-71.
- Svrček M. (1985). Notes on the genus *Hyaloscypha* (Helotiales). Ceska mykologie **39**: 205-219.
- Svrček M. (1986a). Discomycetes from West Bohemia, Západočeské muzeum.
- Svrček M. (1986b). New or less known Discomycetes. XIV. Ceska mykologie **40**: 203-217.
- Svrček M. (1987a). Evropské rody diskomycetů čeledi Hyaloscyphaceae (Helotiales). Ceska mykologie **41**: 193-206.
- Svrček M. (1987b). The European genera of the family Hyaloscyphaceae (Helotiales). Ceska mykologie **41**: 193-206.
- Svrček M. (1987c). New or less known Discomycetes. XV. Ceska mykologie **41**: 16-25.
- Svrček M. (1987e). Über zwei neue Discomyceten gattungen (Helotiales). Sydowia **39**: 219-223.
- Svrček M. (1988a). New or less known Discomycetes. XVII. Ceska mykologie **42**: 76-80.
- Svrček M. (1988b). New or less known Discomycetes. XVIII. Ceska mykologie **42**: 137-148.
- Svrček M. (1989a). New or less known Discomycetes. XIX. Ceska mykologie **43**: 65-76.
- Svrček M. (1989b). New or less known Discomycetes. XX. Ceska mykologie **43**: 215-226.
- Svrček M. (1992a). New or less known Discomycetes. XXI. Ceska mykologie **45**: 134-143.
- Svrček M. (1992b). New or less known Discomycetes. XXII. Ceska mykologie **46**: 33-40.
- Svrček M. (1992c). On the genus *Didonia* Vel. (Helotiales). Ceska mykologie **46**: 41-49.
- Svrček M. (1993). New or less known Discomycetes. XXIII. Ceska mykologie **46**: 149-162.
- Svrček M., Baral H.-O., Gminder A. (1995). *Pubigera*, A new genus for *Ombrophila subvillosula* Rehm. Docums Mycol. **25**: 98-100.
- Thind K., Sharma R. (1990). *Unguiculariella*, a new genus of the family Hyaloscyphaceae (Helotiales). Proceedings: Plant Sciences **100**: 279-283.

- Velenovský J. (1934). Monographia discomycetum Bohemia.
- Velenovský J. (1947). Novitates mycologicae novissimae.
- Wang Y.-Z. (2009). A new species of *Arachnopeziza* from Taiwan. Mycotaxon **108**: 485-489.
- Wang Z., Binder M., Schoch C.L., Johnston P.R., Spatafora J.W., Hibbett D.S. (2006). Evolution of helotialean fungi (Leotiomyces, Pezizomycotina): a nuclear rDNA phylogeny. Molecular phylogenetics and evolution **41**: 295-312.
- Warcup J. (1990). Occurrence of ectomycorrhizal and saprophytic discomycetes after a wild fire in a eucalypt forest. Mycological research **94**: 1065-1069.
- White W. (1943). Studies in the genus *Helotium*, III. History and diagnosis of certain European and North American foliicolous species. Farlowia **1**: 135-170.
- White W. (1944). Studies in the genus *Helotium*, IV. Some miscellaneous species. Farlowia **1**: 599-617.
- Whitton S.R., McKenzie E.H., Hyde K.D. (2012). Teleomorphic Microfungi Associated with Pandanaceae. **21**: 23-124.
- Yde-Andersen A. (1978). Host spectrum, host morphology and geographic distribution of larch canker, *Lachnellula willkommii*. European journal of forest pathology **9**: 211-219.
- Yde-Andersen A. (1979). Disease symptoms, taxonomy and morphology of *Lachnellula willkommii*. European journal of forest pathology **9**: 220-228.
- Yu Z.-H., Zhuang W.-Y. (2002). New taxa and new records of *Lachnum* and *Arachnopeziza* (Helotiales, Hyaloscyphaceae) from tropical China. Nova Hedwigia **74**: 3-4.
- Zheng H.-D., Zhuang W.-Y. (2013). A new species of *Roseodiscus* (Ascomycota, Fungi) from tropical China. Phytotaxa **105**: 51-57.
- Zhuang W.-Y., Korf R. (1986). A monograph of the genus *Aleurina* Masee. Mycotaxon **26**: 361-400.
- Zhuang W. (1988). A monograph of the genus *Unguiculariopsis* (Leotiaceae) and notes on related fungi, Cornell University, Jan.